I.S.S.N. 0030-1531

Volume 50, 1980 N° 3-4

L'OISEAU
ET LA
REVUE FRANÇAISE D'ORNITHOLOGIE



REVUE TRIMESTRIELLE
DE LA
SOCIÉTÉ ORNITHOLOGIQUE DE FRANCE
Rédaction : 55, rue de Buffon, 75005 Paris



L'OISEAU

ET LA

REVUE FRANÇAISE D'ORNITHOLOGIE

Publié avec le concours de l'O. N. C. et de l'O. R. S. T. O. M.

Abonnement annuel : France : **160 F**
Etranger : **190 F**

Les manuscrits doivent être envoyés en double exemplaire dactylographiés et sans aucune indication typographique, au Secrétariat de rédaction : 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Les auteurs sont priés de se conformer aux recommandations qui leur sont fournies au début du premier fascicule de chaque volume de la Revue.

La rédaction, désireuse de maintenir la haute tenue de ses publications et l'unité de la présentation, se réserve le droit de modifier les manuscrits dans ce sens.

Elle ne prend sous sa responsabilité aucune des opinions émises par les auteurs des articles insérés dans la Revue.

SEMINAIRE D'ETUDE SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'OISEAUX

(PARIS, 8 ET 9 NOVEMBRE 1979)

Le séminaire d'étude sur la dynamique des populations d'oiseaux ayant pour but de faire le point des travaux français actuels dans le domaine s'est déroulé au Muséum national d'Histoire naturelle.

Cette réunion, organisée par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux et présidée par Jacques BLONDEL, a regroupé 70 participants comprenant les différents spécialistes concernés par le sujet (C.N.R.S., I.N.R.A., M.N.H.N., Universités, O.N.C., etc.).

La première journée fut consacrée entièrement aux communications et la matinée du lendemain à un débat sur les problèmes multiples que pose l'étude de la dynamique des populations d'oiseaux. Les communications sont présentées dans ce fascicule de *« L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie »*, *in extenso* ou sous forme résumée, à l'exception de l'exposé de P. NICOLAU-GUILLAUMET sur l'Hirondelle de cheminée, déjà publié (*L'Oiseau et la R.F.O.*, 49, 1979).

Le premier point marquant de cette rencontre réside dans le niveau général élevé des travaux exposés par les chercheurs français étudiant la dynamique de populations monospécifiques d'oiseaux dans la nature. Pour de nombreuses populations, on dispose maintenant de mesures sur le terrain précises et suivies dans le temps des divers paramètres démographiques. Evolution de l'effectif, survie des individus et production en jeunes constituent les trois thèmes essentiels, abordés très souvent dans le cadre d'une étude plus vaste de l'écologie de la population. On s'aperçoit alors combien l'interprétation de l'évolution numérique et de la dynamique d'une population requiert de prudence et nécessite des travaux de terrain longs, délicats et souvent ingrats.

Le deuxième point intéressant concerne la diversité des populations étudiées. Elle se manifeste tant au plan spécifique, qu'au plan des milieux concernés (terrestres, dulçaquicoles, littoraux ou pélagiques) et des problèmes pratiques que posent ces populations (chasse, nuisance, protection).

L'exposé d'une approche nouvelle de la dynamique des populations d'oiseaux constitue cependant le fait majeur de ce séminaire. Présentés en début de ce fascicule dans une synthèse générale et développés dans cinq des communications spécifiques, ces travaux apparaissent résolument tournés vers le traitement des données de terrain, sans que ces concessions soient faites pour autant à la rigueur mathématique de la démarche proposée.

Cette approche se distingue notamment par le développement de méthodes efficaces d'estimation des paramètres démographiques des populations (effectif, survie, production de jeunes, etc.). Il ressort ainsi clairement que des paramètres apparemment « simples » ne peuvent pas toujours être mesurés de manière « simple » dans la nature. Parmi les risques d'erreur auxquels peuvent aboutir les méthodes habituelles on peut citer la sous-estimation des survies calculées par les méthodes usuelles à partir de reprises d'oiseaux bagués, l'assimilation de l'effectif observé à l'effectif réel de la population, ou encore l'extension à l'ensemble de la population mature de la production en jeunes observée uniquement chez les oiseaux réellement reproducteurs.

Le deuxième trait caractéristique de ces travaux concerne la mise en œuvre de modèles de fonctionnement à la fois simples, réalistes et ne nécessitant pas d'hypothèses lourdes. Les paramètres démographiques estimés dans la nature peuvent alors être intégrés pour rendre compte du fonctionnement de la population, tout en mettant l'accent sur le rôle fondamental de l'âge des individus et sur la périodicité saisonnière de leur cycle biologique. Ces modèles, dérivés des travaux de LESLIE, permettent de répondre dans un premier temps à des questions précises : par exemple, l'augmentation de survie observée peut-elle être responsable de l'essor démographique de la population ? tel déclin est-il dû uniquement à une baisse de fécondité ? ou bien encore, quelles sont les variations de la structure d'âge au cours du cycle annuel ? On mesurera tout l'intérêt pratique de ces réponses pour orienter les recherches écologiques sur les paramètres prépondérants de la dynamique de la population.

La nécessité d'allier les travaux de terrain à ceux de modélisation sur ordinateur apparaît ainsi nettement. Il en résulte une valorisation mutuelle de ces deux approches complémentaires et indispensables pour appréhender quantitativement le fonctionnement de la population et sa signification écologique.

Mais l'intérêt fondamental de ces travaux réside probablement dans la mise en évidence par des analyses de sensibilité de la stratégie démographique adoptée par chaque population. Sans anticiper sur les communications présentées ici, il convient de souligner un des points généraux essentiels vers lequel semblent converger plusieurs études : la régulation d'une population pourrait être due à l'action de la densité des oiseaux sur leur production en jeunes, notamment en faisant varier la proportion d'individus non reproducteurs. Ce mécanisme de régulation serait donc différent de celui invoqué dans la théorie actuelle de LACK suivant laquelle la production en jeunes, supposée maximale par sélection naturelle, induirait la densité des oiseaux dont dépendrait ensuite leur survie.

Nul doute que la mise en œuvre coordonnée de travaux de terrain approfondis et des méthodes actuelles de traitement des données permettra de faire avancer rapidement nos connaissances biologiques dans cette voie de recherche encore peu développée.

Quelques aspects et perspectives des méthodes de modélisation de la dynamique des populations d'oiseaux

par Jean-Dominique LEBRETON

I. INTRODUCTION

A partir d'une population de 1 000 individus (600 femelles et 400 mâles) d'un oiseau que nous étudions sur le terrain, essayons de calculer l'effectif l'année suivante : *sous l'hypothèse* que toutes les femelles sont fécondées tant que le *sex-ratio* n'est pas trop déséquilibré, nous concluons que 600 femelles vont se reproduire. *En supposant* que chacune donne naissance à une moyenne de 3,4 poussins, moyenne qui intègre les différences dues à l'âge, à l'habitat, au statut social et à l'expérience des différentes femelles, ce sont donc 2 040 poussins qui viennent s'ajouter à la population. Le sex-ratio *est supposé* équilibré à la naissance et les 2 040 poussins comprennent donc 1 020 mâles et 1 020 femelles. *Sachant* que le succès d'élevage multiplié par la survie hivernale des jeunes oiseaux est 0,2, 204 femelles et 204 mâles atteignent l'âge d'un an. *Supposons* enfin que la survie moyenne des femelles adultes est de 0,6 et celle des mâles 0,55 : 360 femelles survivent parmi les 600 et 220 mâles parmi les 400. La population printanière comprend donc *si* la maturité sexuelle est acquise à l'âge d'un an : 360 + 204 = 564 femelles et 204 + 220 = 424 mâles, soit 988 individus : la population étudiée est pratiquement stable.

Cet exemple totalement imaginaire et bien élémentaire permet une première conclusion : les calculs démographiques ne sont possibles qu'à l'aide d'hypothèses, vérifiables ou non, vérifiées ou non sur le terrain : *il n'est pas de dynamique de population sans modèle.* On pourrait dire la même chose de bien des domaines de la biologie quantitative ; c'est en tout cas particulièrement vrai de tout ce qui est dynamique, de tout ce qui varie au cours du temps de façon plus ou moins complexe. On notera aussi que je n'entends pas ici, par modèle, un portrait plus ou moins ressemblant de la réalité : c'est une définition trop vague et par là même dangereuse, qui ne tient pas compte des objectifs poursuivis. Dans le cadre de cet exposé, j'appellerai modèle un ensemble

de règles, mathématiques ou non, permettant de tirer des conclusions d'un ensemble d'hypothèses, que je subordonnerai aux objectifs des biologistes. J'écarte de mon propos les modèles de l'*écologie théorique*, non appliqués à des données et je renvoie par exemple à la revue critique récente de VUILLEUMIER (1979). J'inclus par contre les modèles de la statistique, qui permettent de déduire d'un ensemble d'hypothèses des estimations de paramètres ou des conclusions qualitatives sur certaines des hypothèses. Plus encore que leur précision numérique, qui ne fait pas toujours partie des buts recherchés, les modèles *mathématiques* ont l'avantage sur d'autres formulations (modèles *dialectiques*, notamment) d'obliger à expliciter toutes les hypothèses (voir aussi LEGAY 1973).

Par ailleurs, je ne manquerai pas de rappeler que les oiseaux s'identifient, se comptent, se marquent beaucoup plus facilement que la plupart des autres animaux, et que l'ornithologie peut s'enorgueillir d'être souvent en position pionnière en dynamique des populations, comme par exemple en protection de la Nature.

Après ce préambule, je vais développer une revue des techniques de modélisation disponibles ou en voie de l'être pour les ornithologues en trois points :

1) la *démographie* des oiseaux (au sens de la démographie humaine), c'est-à-dire la compréhension de la dynamique moyenne d'une population à partir de paramètres démographiques ;

2) les problèmes d'estimation de paramètres démographiques ;

3) les phénomènes au second ordre, non pas au sens d'ordre de priorité, mais bien plutôt d'écarts au régime démographique moyen, difficiles à aborder sans connaître celui-ci : effets des dépendances de la densité, variations aléatoires, données de structure complexe (suivi individuel...).

Dans cette dernière partie surtout, qui est encore l'objet de beaucoup de recherches méthodologiques, là où il n'était guère possible de s'étendre, je me suis efforcé de combler les lacunes par des références bibliographiques, avec d'inévitables biais personnels, en insistant sur les travaux français, notamment pour marquer les progrès effectués depuis la synthèse de DERAMOND (1959).

II. LA DEMOGRAPHIE DES OISEAUX

II. 1. MODÈLE DE LESLIE

Le phénomène le plus important à prendre en compte dans les études de la démographie des oiseaux est certainement l'âge : on connaît depuis l'étude de LACK (1946) la différence importante de survie annuelle des oiseaux immatures et des oiseaux adultes. Parfois même, les survies ne se stabilisent que très progressivement avec l'âge (COULSON et WOOLER 1976, à propos de *Rissa tridactyla*).

On sait aussi que l'âge de première reproduction peut atteindre des valeurs élevées, chez les oiseaux de mer notamment. Corrélativement, on a pu documenter dans certains cas de façon précise des différences de fécondité liées à l'âge des parents (pour une large gamme d'exemples, voir Ricklefs 1973).

Par ailleurs, le caractère extrêmement saisonnier du cycle de vie des oiseaux, surtout en zone tempérée ou arctique, est important à prendre en compte dans des modèles : les modèles en temps continu sont inutilement compliqués (Jackson *et al.* 1976) et les conclusions qu'on peut en tirer peu crédibles (Lebreton 1973). Il semble que la meilleure réponse soit le modèle matriciel de Leslie (1945, 1948) qu'il est particulièrement commode de construire à partir d'une représentation schématique du cycle annuel d'une population, comme nous allons le voir sur l'exemple des Cigognes blanches *C. ciconia* d'Alsace (Lebreton 1978), en paraphrasant de près l'exemple des Mouettes rieuses *Larus ridibundus* de Camargue (Lebreton et Isenmann 1976).

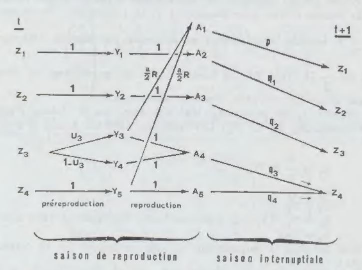


Fig. 1. — Expression quantitative du cycle de vie de la Cigogne blanche *C. ciconia* (d'après Lebreton 1978 ; voir explications dans le texte).

Nous supposons le *sex-ratio* équilibré, et nous ne nous intéressons qu'à la population femelle, partagée au début d'une année en oiseaux d'un an Z_1, de deux ans Z_2, de trois ans Z_3, et de quatre ans et plus Z_4. Le cycle annuel peut être découpé simplement en une saison de reproduction et une saison internuptiale ; la saison de reproduction est elle-même coupée en pré-reproduction dans laquelle on isole la fraction $1-U_3$ d'oiseaux de trois ans ne se reproduisant pas, et reproduction proprement dite. Les individus à l'issue de la pré-reproduction sont partagés en cinq compartiments d'effectifs Y_1, Y_2, Y_3, Y_4, Y_5.

Les relations directes entre les Y et les Z, sous les hypothèses ci-dessus s'écrivent :

$$Y_1 = Z_1$$
$$Y_2 = Z_2$$
$$Y_3 = U_3 Z_3$$
$$Y_4 = (1-U_3) Z_3$$
$$Y_5 = Z_4$$

Ces relations linéaires (= du premier degré) se résument par la multiplication matricielle (1) :

$$Y = I \times Z \quad \text{soit} \quad \begin{pmatrix} Y_1 \\ Y_2 \\ Y_3 \\ Y_4 \\ Y_5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & U_3 & 0 \\ 0 & 0 & 1-U_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} Z_1 \\ Z_2 \\ Z_3 \\ Z_4 \end{pmatrix}$$

Au cours de la reproduction proprement dite, si a est le nombre moyen de jeunes élevés avec succès, et R la probabilité de nicher avec succès, $\frac{a}{2}$ R femelles sont élevées en moyenne par femelle nicheuse, soit un total de $\frac{a}{2} R (Y_3 + Y_5)$. Si besoin était, ces paramètres de fécondité pourraient dépendre de l'âge des reproductrices.

Un effectif A_1 de juvéniles vient s'ajouter aux 4 classes d'âge précédentes notées (A_2, A_3, A_4, A_5). Les relations liant les A aux Y sont aussi linéaires :

$$A_1 = \frac{a}{2} R (Y_3 + Y_5)$$
$$A_2 = Y_1$$
$$A_3 = Y_2$$
$$A_4 = Y_3 + Y_4 \text{ (on regroupe toutes les femelles de 3 ans)}$$
$$A_5 = Y_5$$

et une fois de plus la formulation la plus commode est la formulation matricielle :

$$A = R \times Y \quad \text{soit} \quad \begin{pmatrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \\ A_4 \\ A_5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \frac{a}{2}R & 0 & \frac{a}{2}R \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} Y_1 \\ Y_2 \\ Y_3 \\ Y_4 \\ Y_5 \end{pmatrix}$$

Pendant la saison internuptiale les oiseaux survivent selon leur classe d'âge en proportions respectives p, q_1, q_2, q_3, q_4.

(1) Le lecteur qui n'est pas familiarisé avec le calcul matriciel pourra simplement admettre qu'il s'agit de la formulation d'équations linéaires la plus commode et la plus efficace.

On passe de B au vecteur Z (t + 1) au printemps suivant par une nouvelle multiplication matricielle :

$$\begin{pmatrix} Z_1 \\ Z_2 \\ Z_3 \\ Z_4 \end{pmatrix}_{t+1} = Z(t+1) = M \times B = \begin{pmatrix} p & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & q_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & q_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & q_3 & q_4 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \\ A_4 \\ A_5 \end{pmatrix}$$

On peut aussi écrire globalement à partir des équations précédentes :

$$Z_{t+1} = M \times B = M \times E \times A = M \times E \times R \times Y$$

soit : $Z_{t+1} = (M \times E \times R \times I) \times Z_t$

ce qui revient à remplacer de proche en proche dans les équations donnant Z_{t+1}, B en fonction de A, puis A en fonction de Y, puis Y en fonction de Z_t. On obtient des équations encore une fois linéaires résumées dans le produit de matrices M × E × R × I qu'on peut effectuer une fois pour toutes : ce produit est égal à une matrice dite matrice de Leslie [2] (Leslie 1945, 1948), notée P (Skellam 1967) :

$$\begin{pmatrix} Z_1 \\ Z_2 \\ Z_3 \\ Z_4 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & U_3 R \frac{a}{2} p & R \frac{a}{2} p \\ q_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & q_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & q_3 & q_4 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} Z_1 \\ Z_2 \\ Z_3 \\ Z_4 \end{pmatrix}_t = P \times \begin{pmatrix} Z_1 \\ Z_2 \\ Z_3 \\ Z_4 \end{pmatrix}_t$$

On obtient de la même façon du début d'une saison internuptiale au début de la saison internuptiale suivante :

$$\begin{pmatrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \\ A_4 \\ A_5 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \frac{a}{2} U_3 R q_3 & \frac{a}{2} R q_4 & \frac{a}{2} R q_4 \\ p & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & q_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & q_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & q_3 & q_4 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \\ A_4 \\ A_5 \end{pmatrix}_t$$

Nous renvoyons le lecteur aux articles cités ci-dessus et à l'index pour une bibliographie plus détaillée. La construction d'un modèle de Leslie à partir d'une représentation du cycle de vie est à la fois très souple et assez automatique (voir aussi IV.5) : c'*est un modèle normatif*, sous-jacent à la plupart des calculs démographiques, en particulier ceux concernant les oiseaux, même quand il n'est pas cité (Capildeo et Haldane 1954 ; Leslie 1966 ; Henny *et al.* 1970 ; Mertz 1971 ; Goodman 1968 *a*...).

La formulation matricielle rend commode l'obtention des résultats dont nous ne citerons que l'essentiel, extrait de Lebreton et Isenmann (1976) :

(2) Au coefficient q_4 près, absent de la matrice de Leslie *sensu stricto*.

« Si Z_0 est l'effectif initial, $Z_1 = P \times Z_0$ est aisé à calculer, ainsi que $Z_2 = P \times Z_1 = P \times P \times Z_0$: il suffit de multiplier la matrice P par elle-même. Mais si l'on veut calculer l'effectif au bout de 50 ans par exemple, il faut calculer :

$$Z_{50} = P \times P \times ... \times P \times Z_0 = P^{50} \times Z_0.$$

Heureusement, quand t devient grand (t supérieur à 10), P_t devient de plus en plus proche d'une structure constante, appelée structure asymptotique. Z_t devient simplement proportionnel à Z_{t-1} : $Z_t = \lambda \times Z_{t-1}$.

La constante de proportionnalité ne dépend que de la matrice P et non de la valeur initiale Z_0.

$$Z_t = \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \\ z_3 \\ z_4 \end{pmatrix}_t \qquad Z_{t+1} = \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \\ z_3 \\ z_4 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} \lambda z_1 \\ \lambda z_2 \\ \lambda z_3 \\ \lambda z_4 \end{pmatrix}_t$$

Cette dernière relation n'est vraie qu'approximativement, et ce avec une précision d'autant plus grande que t est plus grand. On remarquera que les proportions dans les différentes classes d'âge se conservent, et que la population totale est elle aussi multipliée par λ :

Pour le mathématicien, λ est la plus grande valeur propre de P, et le vecteur qui conserve ses proportions est le vecteur propre associé à λ, que nous noterons V.

Pour le biologiste, λ est le taux annuel de multiplication, et V représente la structure stable des âges.

Le problème mathématique de la détermination de λ peut se ramener à la résolution d'une équation polynomiale.

$$Z_t = \lambda \times Z_{t+1} \text{ se ramène à } Z_t \rightarrow \lambda^t . Z_0'.$$

Graphiquement, la loi de croissance « asymptotiquement exponentielle » est donnée par la figure 2. Le fait que la croissance ne soit qu'asymptotiquement exponentielle fait que les effectifs partant de Z_0 rejoignent une exponentielle de taux λ qui part d'une valeur initiale fictive Z_0', en général différente de Z_0. Bien d'autres résultats plus techniques sont disponibles (voir par exemple CULL et VOGT 1973).

II. 2. UTILISATIONS

En gros, trois situations générales d'utilisation peuvent se présenter :

1) On connaît paramètres et vitesse de multiplication de la population : on cherche alors à établir un *bilan* pour vérifier que rien n'a été oublié ; on bénéficie alors de la redondance des données puisqu'on compare simplement le taux de multiplication λ observé sur la population (estimé par des techniques indiquées plus bas ; II.1.4) et le taux de multiplication λ prédit par le modèle à partir des paramètres démographiques.

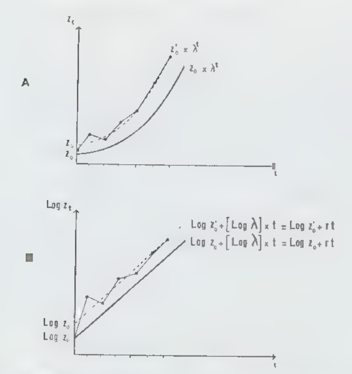


FIG. 2. — Représentation graphique d'une croissance en temps discret asymptotiquement exponentielle. A : ordonnée arithmétique, B : ordonnée logarithmique.

Dans beaucoup de cas, lorsqu'on étudie une population stabilisée par des mécanismes dépendant de la densite, λ vaudra 1, et le modèle de LESLIE est alors une approximation linéaire de modeles non linéaires plus complexes (IV.3) : on peut parler de démographie moyenne à l'équilibre.

HENNY et WIGHT (1969) disposent ainsi de bonnes estimations des survies juvénile et adulte des populations américaines du Balbuzard *Pandion haliaëtus* à partir d'un total de 286 reprises d'oiseaux bagués, et de leur productivité (239 nids dans le Maine et le Connecticut). Dans la zone principale de baguage, la population a décru au rythme de 12,9 % par an (λ = 0,871) pendant 20 ans. A partir d'indications sur l'âge de première reproduction (3 ans) et après avoir vérifié que les survies ont peu varié, l'ensemble de ces paramètres permet de prédire, selon la période considerée, un taux de décroissance annuel de 10,5 à 14,1 % (λ = 0,895 à 0,859). Il apparaît donc que les taux observés de déclin sont en bon accord avec ces prédictions et HENNY (1972) conclut que les différences entre les fécondités observées expliquent entièrement les

différences des taux de multiplication observés dans les différentes populations.

2) On connaît les paramètres, mais la vitesse de multiplication de la population est connue seulement de façon qualitative, voire inconnue ; le bilan apporte ou non une confirmation aux informations éventuelles sur le taux de multiplication. Hémery *et al.* (1979) prouvent ainsi que, contrairement à une opinion répandue, les populations françaises d'Hirondelles de cheminée *Hirundo rustica* sont globalement proches de la stabilité, et en tout cas pas en décroissance rapide puisque l'emploi du modèle de Leslie conduit à des valeurs du taux de multiplication voisines de 1.

3) On connaît une partie des paramètres, on n'a, au mieux, que des indications qualitatives sur les autres, mais on connaît le rythme de multiplication de la population. Lebreton (1978) confirme ainsi que la décroissance des effectifs de Cigogne blanche en Alsace s'explique par une diminution de la survie des adultes de 0,75 à 0,60 après 1960, et ce même que les renseignements directs sur les survies sont réduits. De même, Marion (inédit) conclut à de très probables variations annuelles de la survie des Hérons cendrés *Ardea cinerea* de Grand-Lieu.

Il ne fait aucun doute que les services à attendre du modèle de Leslie dans ces trois cas, entre lesquels tous les intermédiaires sont possibles, sont encore *énormes*. Pour affiner et assurer le plus possible les résultats, deux précautions semblent indispensables :

1) Etudier la sensibilité du modèle aux divers paramètres, c'est-à-dire les modifications des résultats en réponse à des variations des paramètres (Demetrius 1969, Mertz 1971, Lebreton et Isenmann 1976, Caswell 1978) ; de fortes variations de certains paramètres peuvent n'avoir que peu d'influence sur le taux de multiplication : c'est notamment le cas des paramètres de fécondité chez les espèces à longue durée de génération. Ce type de renseignement peut aider à planifier des travaux de terrain.

Les études de sensibilité débouchent donc directement sur le problème des stratégies démographiques (Blondel 1975, 1976). Autre exemple : l'étude numérique de modèles de Leslie convainc rapidement de la sensibilité relativement faible de la structure d'âge aux variations des paramètres, notamment de survie : l'inférence sur les paramètres démographiques à partir de structures d'âge automnales, si prisée des « wildlifers », est en général difficile. Il y a certainement peu de conclusions à attendre sur les paramètres démographiques des Canards, à partir des études d'ailes récoltées auprès de chasseurs (Boyd *et al.* 1975) (voir aussi Caughley 1974).

2) Cerner de façon critique la confiance à accorder aux valeurs disponibles des paramètres, ce qui nous amènera à notre seconde partie. Par la comparaison de scénarios variés, ce modèle permet très commo-

lement de tenir compte d'informations qualitatives (valeur seuil, ou « fourchette » pour tel ou tel paramètre).

Il faut répéter que le modèle de LESLIE est un modèle moyen, et que c'est une de ses limitations : il est par exemple très dangereux de faire des calculs de prélèvement optimal dans un tel modèle qui ne tient compte ni des effets de la densité, ni du processus de formation des couples (LOBDELL *et al.* 1971)... Le modèle de LESLIE ne permet pas non plus de faire des prédictions sur l'extinction d'une population et doit laisser la place à des modèles probabilistes (cf. IV.4). On notera aussi que pour l'instant, sauf exception, le niveau géographique d'application est celui d'une population assez vaste en général, régionale, nationale, voire continentale. Deux raisons à cela : à l'échelle d'une population locale,
– une foule de mécanismes plus fins, notamment éthologiques, incitent à une modélisation plus subtile (cf. IV) ;
– certains paramètres sont très difficile à connaître sur de petites populations qu'on ne veut pas déranger (principe d'incertitude). Il ne s'agit pas de limitations dues au modèle proprement dit ; avec l'affinement des techniques de terrain, on peut prédire une évolution vers des échelles plus excitantes pour le biologiste (comparaisons régionales...).

III. ESTIMATION DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES

Lorsque des estimations de paramètres existent, elles sont souvent difficiles à rassembler (études de fiches de nids). Même lorsqu'il a été possible de proposer aux ornithologues des protocoles précis, il a souvent été impossible de dégager en amont des ressources suffisantes en personnes pour gérer de telles données. Cette situation peut changer du tout au tout avec l'avènement des bases et des banques de données, comme le montre par exemple l'article de synthèse de HEMERY *et al.* (1979, sur les décomptes d'oiseaux d'eau hivernant en France entre 1966 et 1976.

Les modèles nécessaires à ce niveau sont des modèles statistiques. Ils existent, sont variés et efficaces, mais souvent complexes et difficiles à traiter autrement que cas par cas, et il ne faut bien sûr pas en attendre qu'ils révèlent les faits et des structures totalement absents du mode de recueil des données ou des données elles-mêmes. Je crois qu'on doit être prévenu de l'aspect innocent de bien les situations et les nombreux artefacts toujours possibles. Un exemple dont le lecteur voudra bien pardonner la naïveté va essayer de le démontrer.

III. 1. EFFECTIFS

Un observateur décompte 950 mouettes sur un étang ; le lendemain, un autre observateur en recense 900. La question la plus immédiate est :

1) Peut-on conclure que l'effectif a varié de façon significative ? Il est bien évident que s'il y avait par exemple 923 mouettes sur l'étang lors des deux observations, les deux valeurs rapportées sont parfaitement compatibles au vu de la précision qu'on peut accorder en général à ce mode de décompte. Pourtant, on admettra volontiers que quelques mouettes se sont forcement deplacées, et que ce sont en fait 923 et (par exemple) 897 mouettes qui étaient présentes.

2) La question se précise donc : peut-on conclure que l'effectif a varié de façon significative ou non, biologiquement parlant, étant entendu qu'il est peu probable qu'aucune variation réelle n'ait eu lieu ? Cette question sous-entend soit que les 26 mouettes absentes le second jour étaient en fait dans le voisinage — par exemple si l'étang est une colonie de nidification observee au mois de mai —, soit qu'elles ont réellement disparu — si l'on est fin février le long du littoral atlantique par exemple.

3) Mais dans ce dernier cas, pourquoi une forte partie des 923 mouettes n'aurait elle pas eté remplacée par un contingent de nouveaux arrivants ? On n'a alors pas forcément besoin de supposer que les deux observateurs comptent de manière semblable, sinon correcte...

On voit donc que même de simples questions d'effectifs ne peuvent être traitees sans l'idée que ce qu'on observe est lié de façon plus ou moins complexe à la situation réelle, toujours inaccessible. On peut donc attendre énormément dans l'avenir des analyses statistiques d'effectifs par des modèles. Voici quatre exemples, parmi d'autres possibles.

1) HÉMERY *et al.* (1979) étudient les phénomènes « d'évasion » à partir de courbes abondance-rang (fig. 3, d'apres HÉMERY *et al.*, *loc. cit.* 16) ;

2) NORTH (1977) propose une methode automatique de délimitations de cantons dans des études de quadrats, qui a notamment l'avantage de la répétabilité. Pour leur part, BELL *et al.* (1973) étudient la relation entre les résultats des décomptes et l'effectif réel des nicheurs.

3) DERVIEUX *et al.* (1980) établissent a partir de tests photographiques permettant des comptages exacts, les correctifs à apporter aux décomptes de canards en Camargue, basés sur des estimations réalisées par avion.

4) Enfin, si l'étude d'effectifs a pour but d'estimer le taux de multiplication d'une population, il est possible de montrer, à partir de considerations statistiques sur des modèles probabilistes, que $\Sigma N_t / \Sigma N_{t-1}$ est certainement l'estimateur le plus robuste de ce taux de multiplication. Cet estimateur concurrence efficacement, notamment pour la simplicité des calculs, la pente d'une droite de régression entre log N_t et t ; il exige par contre que les données soient régulièrement espacées.

Il reste à citer bien sûr les modèles de captures recaptures qui sont souvent décevants : il ne faut pas trop en attendre si le nombre de recaptures possibles n'est pas élevé (plusieurs dizaines quelles que soient les autres conditions). Toute étude de captures-recaptures doit être précédée d'une étude sur le papier et éventuellement d'échantillonnages préliminaires destinés à maîtriser le plus possible la situation. Au plan théorique, ces méthodes sont en train de connaître un nouveau déve-

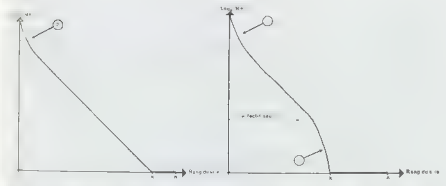


Fig. 3. — Distribution des sites en fonction de l'effectif moyen dénombré pour chaque espèce (d'après HÉMERY *et al.* 1979).

Le premier type de distribution se présente comme une droite dont la pente s'accentue lorsque le nombre de sites fréquentés par l'espèce diminue. Ce cas apparaît lorsque les recensements ont couvert pratiquement tous les sites effectivement occupés par l'espèce (ex : Canard siffleur, Bernache cravant).

Le deuxième type de distribution des sites montre une nette déviation par rapport à la droite précédente (flèche 1). Il caractérise les espèces pour lesquelles les recensements n'ont couvert qu'une partie des sites occupés par les oiseaux (ex : Canard colvert, Sarcelle d'hiver, Foulque).

Dans les deux types de distribution, l'hétérogénéité des surfaces recensées ainsi que le mode de répartition spatiale des oiseaux peuvent introduire une distorsion (flèche 2) au niveau des valeurs élevées d'effectif.

loppement ; les études de simulation permettent de dégager dans des situations concrètes les défauts des différentes méthodes (BISHOP et SHEPPARD 1973, DEBOUZIE 1978) ; en outre, sont apparus des modèles spécifiques : la gamme ainsi constituée permet de répondre à un grand nombre de situations (mortalité, recrutement, structuration spatiale, dépendance entre échantillons (CORMACK inédit)). Les références les plus générales et les plus complètes sur le sujet sont l'ouvrage de SEBER (1973), dont une mise à jour est en préparation, et la remarquable synthèse de CORMACK *et al.* (1979).

III. 2. PARAMÈTRES DE FÉCONDITÉ

Je mentionnerai que nous avons utilisé des captures-recaptures stratifiées dans l'espace (SEBER 1973, ch. 11) pour estimer des effectifs de poussins de Mouette rieuse sur une colonie de 2000 couples (LEBRETON et LANDRY 1979). Je ne parlerai pas plus des problèmes d'estimation de la fécondité qui relèvent souvent de statistiques d'échantillons classiques grâce à l'indépendance des individus (voir par exemple FRONDEL et ISENMANN 1979). Les difficultés sont bien plus souvent d'ordre expérimental : pontes multiples et problèmes des pourcentages de reproducteurs dans différentes classes d'âge ; il semble qu'on admette progressivement qu'une

part bien plus faible qu'on le croyait initialement des « adultes » d'une population se reproduise, notamment dans la classe d'âge des oiseaux se reproduisant pour la première fois où le pourcentage de reproducteurs est souvent voisin de 50 % (LEBRETON 1974 : Fuligule milouin *Aythya ferina* ; HÉMERY *et al.* 1979 : Hirondelle de cheminée ; CLOBERT *comm. pers.* : Étourneau *Sturnus vulgaris*). Ces résultats sont à rapprocher de la notion de taille efficace d'une population au sens des généticiens (voir par exemple KIMURA et CROW 1963).

III. 3. PARAMÈTRES DE SURVIE

Pour les paramètres de survie, la situation est à la fois bonne et mauvaise :

— Elle est bonne, et même excellente, parce que les oiseaux se baguent, et que les retours de bagues donnent une foule de renseignements sur la longévité, ne serait-ce que par les records de longévité *in natura*.

— La situation est mauvaise parce que ces records sont souvent des records de longévité de bagues ; les bagues s'usent souvent plus vite que les oiseaux ne meurent, et elles reviennent avec des probabilités différentes mais inconnues de différentes régions. Ce dernier problème auquel les centres de baguage sont particulièrement sensibles, prend de l'importance s'il existe des mouvements corrélés à l'âge des oiseaux ou à des fluctuations météorologiques (estivage de subadultes dans la zone d'hivernage des adultes, mouvements lors de coups de froid...) qui peuvent engendrer des « bouffées » de reprises à certaines périodes et certains endroits.

— Enfin, la situation était mauvaise, mais devient bonne à cause de difficultés statistiques. La confusion longuement entretenue entre *tables de vie* et *tables de reprises* jette en effet un lourd discrédit sur la plupart des estimations de survies réalisées avant 1970 (notamment HICKEY 1952 et bien d'autres...). Une *table de vie* est constituée à partir d'individus sélectionnés *a priori*, et suivis au fil de leur mortalité. La seule variabilité des résultats est due à la variance du processus de décès (GANI 1973). La méthode est généralement recommandée pour la démographie humaine, où l'ensemble d'individus étudiés est sélectionné *a priori* à partir de l'état civil (voir KEYFITZ 1968). Une *table de reprises* d'oiseaux est formée d'individus sélectionnés *a posteriori* dans l'ensemble des individus bagués, par le fait que leur bague ait été renvoyée. La variabilité des résultats est due à la variance du processus de décès, plus la variance du processus de renvoi de bagues. La méthode des tables de vie appliquée à des tables de reprise donne en général des résultats biaisés, sans indication de précision, quoiqu'on ne sache pas prédire dans quels cas elle peut donner des résultats satisfaisants (MARION inédit : Héron cendré ; TAMISIER 1970 : Sarcelle d'hiver *Anas crecca*).

La méthode de LACK FARNER (voir par exemple SEBER 1973 : 247), si elle prend bien en compte la nature particulière des tables de reprises,

et si elle donne explicitement les estimations des taux de survie, est très lourdement biaisée parce qu'elle considère qu'il n'y a pas de survivants. Depuis 1970, on dispose toutefois de méthodes très générales, les méthodes du maximum de vraisemblance dans des modèles multinomiaux qui donnent des résultats corrects dans la plupart des cas (3). Elles nécessitent un calcul itératif donc un ordinateur, mais elles sont d'une très grande cohérence statistique. Ces méthodes ont été développées dans deux directions :

— Méthodes dépendant de l'âge (HALDANE 1955, CORMACK 1970, SEBER 1971, LEBRETON 1977) : les paramètres sont caractéristiques de classes d'âge ou de groupes de classes d'âge ;

— Méthodes dépendant du temps (SEBER 1970) : on adopte pour chaque année légale un paramètre de survie.

Si l'on désire construire des modèles mixtes, à la fois dépendant de l'âge et du temps (JOHNSON 1974, BROWNIE et ROBSON 1976), le nombre de paramètres devient prohibitif.

Mais on doit à NORTH (1978) une méthode particulièrement élégante, appliquée au Héron cendré, dans laquelle les paramètres de survie varient au cours du temps comme fonction d'un paramètre externe, température hivernale par exemple ; au réalisme biologique s'ajoute une grande économie en paramètres. On peut s'attendre à nombreux développements de ces méthodes dans l'avenir d'autant qu'elles permettent des tests guidant le choix de l'un ou l'autre des modèles et qu'elles comportent des indications de précision des paramètres.

La comparaison entre survie estimée par la méthode de LACK FARNER et survie estimée par la méthode du maximum de vraisemblance pour 30 tables de reprise d'origines diverses (fig. 4) montre l'énormité des biais de la méthode de LACK FARNER. On peut donc espérer, devant la diffusion des méthodes du maximum de vraisemblance (4, ANDERSON 1972, SEBER 1972 et 1973, BROWNIE *et al.* 1978), voir disparaître de la littérature les calculs de survie approximatifs, basés par exemple sur la seule marge d'une table de reprise et ne contenant donc pas d'information sur les oiseaux encore en vie (par exemple BEKLOVA 1976).

Des difficultés demeurent tout de même dans deux directions au moins :

— On a du mal à savoir si un nombre élevé de reprises une année donnée doit être attribué à une augmentation de la survie ou à une augmentation temporaire du taux de retour. C'est un phénomène particulièrement sensible pour des espèces à courte durée de vie dont la zone d'hivernage est susceptible de varier d'une année à l'autre en fonction des conditions météorologiques. On peut bien sûr, mais c'est un travail très lourd, réaliser des expériences avec récompense qui permettent au

(3) Au sens statistique : asymptotiquement sans biais, et de variance minimale parmi les estimateurs asymptotiquement sans biais. Quelques simulations confirment ces propriétés (CLOBERT, LEBRETON et LEBRETON inédit).

(4) Des programmes correspondant aux méthodes données dans LEBRETON (1977) sont disponibles auprès de l'auteur.

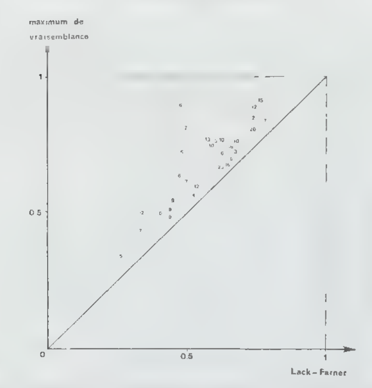


Fig. 4. — Relation entre les survies adultes estimées par la méthode de LACK-FARNER et par la méthode du maximum de vraisemblance, pour trente tableaux de reprise de la littérature. Le nombre porté sur le graphique indique le nombre d'années pendant lequel ont été enregistrées les reprises. l'abscisse indique la valeur de l'estimation par la méthode de LACK-FARNER ; l'ordonnée, la valeur de l'estimation par la méthode du maximum de vraisemblance.

moins de fixer une valeur minimale du taux de retour sans récompense (BELLROSE 1955).

La perte des bagues biaise les estimations de survie d'espèces à forte longevité (COULSON 1976, LUDWIG 1967, MILLS 1972). Là aussi, il est possible d'imaginer des expériences plus ou moins coûteuses (étude de la perte de poids des bagues : LUDWIG 1967, double baguage : KADLEC 1975), mais il faut bien noter que jusqu'à ce jour on a souvent attribué à la perte des bagues des sous-estimations manifestes de la survie dues à l'emploi de méthodes statistiques biaisées comme la méthode de LACK-FARNER. On peut en conclure que plus la survie observée est forte, plus on doit la considérer comme une valeur minimale (cf. fig 4) : en d'autres termes, plus une survie est élevée, plus on risque de la sous-estimer, alors même qu'elle a plus d'influence sur le taux de multiplication. Les cas les plus extrêmes concernent certains oiseaux de mer pour lesquels il est heureusement possible d'effectuer un suivi individuel equivalent à un

état civil : il est alors conseillé d'utiliser les tables de vie qui donnent des résultats corrects (voir par exemple BARRAT *et al.* 1976).

Pour deux exemples de traitement complet de tableaux de reprise, nous renvoyons le lecteur à un article précédent (LEBRETON 1977).

Les indications de précision des paramètres confirment le bon sens et peuvent aider à la planification expérimentale : on ne peut baguer les Aigles de Bonelli *Hieraaëtus fasciatus* de Provence ou les Balbuzards *Pandion haliaëtus* de Corse en espérant atteindre suffisamment de reprises d'oiseaux morts pour estimer les taux de survie de ces populations. Dans ces cas difficiles des techniques de contrôle à vue régulier d'oiseaux vivants permettent l'emploi de modèles géneraux de capture-recapture (modèle de JOLLY-SEBER ou de FISHER FORD, par exemple) prenant en compte des paramètres de mortalité (SEBER 1973).

IV. PHENOMENES COMPLEXES

Au fur et à mesure que l'habileté et la patience des biologistes de population augmentent, que les méthodes de saisie et d'analyse des données se perfectionnent, apparaissent des jeux de données et des objectifs biologiques qui sont un véritable défi aux modélisateurs ; on peut tenter d'en donner une liste non exhaustive :

— données sur le régime alimentaire et la répartition spatiale (HÉMERY et LE TOQUIN 1975, à propos du Pinson du Nord *Fringilla montifringilla*) ; LANDRY 1978, à propos de la Mouette rieuse), avec pour objectif l'estimation d'une *demande énergétique*.

— données *longitudinales* où les individus sont suivis au cours du temps dans leur fécondité, leurs partenaires..., au contraire des études transversales où les échantillons annuels sont indépendants : Mouette tridactyle (parmi une longue série d'articles, voir par exemple COULSON 1966) ; Cygne de Bewick *Cygnus bewickii* (EVANS 1979) ; les objectifs à très long terme touchent à la génétique et à la biologie évolutive.

— données d'effectifs de longue durée et de grande précision, complétées d'expériences et de mesures de terrain tournées vers l'étho-écologie : l'exemple le plus spectaculaire est bien entendu l'étude des Mesanges charbonnières *Parus major* d'Oxford (LACK 1954, 1966, PERRINS 1970, 1979) ; les objectifs relèvent de l'identification de mécanismes : mécanismes de variation des effectifs, mécanismes de stabilité... étude de compétition, qui permet de relier ces études aux études de dynamique des peuplements (BLONDEL 1979).

A une approche « réductionniste », qui conduirait par exemple à la construction de modèles matriciels de LESLIE qui ne répondraient que pour une part aux questions posées, s'oppose une approche « constructiviste » assemblant des équations élémentaires relevant de « *l'analyse de systèmes* », qui n'ont de représentation et d'existence que par un pro-

gramme d'ordinateur et une étude numérique. A l'extrême, la complexité de la représentation des mécanismes à court terme enlève au modèle une grande part de son éventuelle valeur de prédiction à moyen ou long terme.

Divers modeles d'écosystèmes et certains des modèles mondiaux ont souffert ainsi de leur gigantisme, et les critiques possibles dépassent largement le cadre de cet article. Il est le plus souvent difficile d'intégrer un troisieme type d'approche, basé sur des analyses statistiques portant sur de petites parties des phénomènes étudiés, à des modèles fournissant une vision plus globale. En outre, l'utilisation sans précautions de statistiques élémentaires basees le plus souvent sur des hypothèses d'indépendance des observations conduit souvent à des artefacts dont nous verrons un exemple (IV.2). Il semble plus efficace de subordonner les calculs statistiques à une approche par la modélisation : l'un des plus grands rôles des modèles, quelque imparfaits qu'ils soient, est alors d'obliger à ne rien laisser d'important dans l'ombre.

IV. 1. Modèles énergétiques

Ces modeles sont destinés à repondre à des questions écologiques importantes : quelle est la quantité d'énergie prélevée dans son milieu par une population d'oiseaux ? La quantité d'énergie accessible peut-elle limiter d'une façon ou d'une autre la population étudiée ? Pour estimer la quantité d'énergie consommée, on couple un modèle de demande énergetique individuelle à un modele démographique de pas très court (souvent un jour). Wiens pour des oiseaux des « prairies » américaines, puis pour des oiseaux côtiers (Wiens et Scott 1975), Hémery et Le Toquin pour des Pinsons du Nord hivernants (1975), et Landry (1978 pour des populations nidificatrices de Mouette rieuse, ont proposé de tels modeles. Malgré la grande sensibilité de ces modeles aux effectifs, eux-mêmes difficiles à estimer, et à diverses valeurs de métabolisme ou de coefficients d'activité, il est établi que des études comparatives entre espèces et entre populations d'une même espece sont désormais possibles. Les progrès à attendre dans l'immédiat sont probablement plus du côte des méthodes d'estimation de la dépense individuelle (mesures telemétriques du rythme cardiaque ou respiratoire) que du côté modélisation (cf. Le Maho 1980, Eliassen 1963).

IV. 2. Dépendances de la densité : aspects statistiques

Toujours supposées présentes, les dépendances de la densité sont la plupart du temps impossibles à mettre en évidence. Morris (1959) puis Varley et Gradwell (1960, 1968) ont proposé différentes méthodes dont la plus classique est l'étude de la régression entre log N_t et log N_{t+1} (régressions entre logarithmes d'effectifs).

En effet, si le modèle sans dépendance de la densité $N_{t+1} = a N_t$ est rejeté, le modèle équivalent $\log N_{t+1} = \log a + \log N_t$ doit être rejeté. La pente de la régression entre $\log N_{t+1}$ et $\log N_t$ doit alors, d'après les instigateurs de la méthode, être inférieure à 1. Malheureusement la dépendance des données et le fait que la même variable soit utilisée tantôt comme variable de prédiction, tantôt comme variable prédite ($\log N_{t+1}$ prédit à partir de $\log N_t$, sert à prédire $\log N_{t+2}$) violent les hypothèses du modèle de régression linéaire. Les effets seront particulièrement graves si la population est soumise à des fluctuations aléatoires (variabilité entre individus, variabilité de l'environnement, erreurs de mesure).

Ces méthodes détectent, en effet, dans ce cas trop souvent des dépendances de la densité (SALT 1966, SAINT AMANT 1970, MAELZER 1970, KUNO 1971, ITÔ 1972, LEBRETON 1974) . on ne peut donc traiter des effectifs successifs, résultant d'un processus aux interdépendances complexes, comme un simple échantillon de variables aléatoires indépendantes.

La méthode de BULMER, basée sur les techniques d'analyse des séries chronologiques (1975 ; voir aussi SLADE 1977), semble applicable pour des phases de stabilité : mais est-il alors besoin d'un test pour affirmer qu'il y a dépendance de la densité ?

Dans les phases de croissance, aucune méthode générale ne permet de distinguer une courbe exponentielle avec des fluctuations aléatoires d'une courbe croissant moins rapidement (hypo exponentielle). Plus généralement, aucune méthode autre que l'expérimentation ne permet de *localiser* dans le cycle annuel une dépendance de la densité.

Les méthodes de « Facteur clés » (VARLEY et GRADWELL *loc. cit.*, et KREBS 1970, pour une application en ornithologie) sont suspectes pour les mêmes raisons (ITÔ 1972) ; ce n'est pas le cas des méthodes proposées par MANLY (1977, 1978).

IV. 3. DÉPENDANCES DE LA DENSITÉ : MODÉLISATION

Par contre, dans le même temps, les modèles déterministes en temps discret *dépendant de la densité* ont fait de grands progrès puisqu'à l'approche numérique des premières années (LESLIE 1945, 1948) se substitue pour une part une étude théorique très féconde (voir par exemple, pour des modèles matriciels de LESLIE dépendant de la densité, BEDDINGTON 1974).

Un modèle de LESLIE à deux classes d'âge avec survie juvénile p(N) dépendant de l'effectif total s'écrit par exemple :

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{a}{2}\,p(N) \\ q_1 & q_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}_t \quad \text{avec } N = (N_1 + N_2)_t$$

L'étude des équilibres de ce modèle et de la convergence vers ces équilibres révèle des comportements très variés. **Le principal problème** reste donc d'ordre statistique : l'approche usuelle consiste à essayer des

modèles incorporant successivement des dépendances de la densité en divers points du cycle annuel, en choisissant ensuite le « meilleur » modèle d'après la ressemblance entre les résultats et les effectifs observés. Cette technique n'offre évidemment guère de garanties statistiques, et je renvoie donc dos à dos l'article de PENNYCUIK (1969) qui l'utilise et l'étude de régression sur les logarithmes des effectifs de KREBS (1970), tous deux sur la population de Mésanges charbonnières d'Oxford. La seule voie donnant des espoirs de liaison entre modèles et études statistiques de dépendances de la densité semble passer par des modeles probabilistes

IV. 4. MODÈLES PROBABILISTES

Les populations naturelles sont aussi soumises à des variations aléatoires dont la représentation est intéressante dans deux domaines au moins : celui des phénomènes d'extinction, auxquels biogéographes et conservationnistes ne peuvent qu'être sensibles, et celui des études génétiques. Deux types de variations aléatoires jouent concurremment : les variations entre individus au cours d'une même saison de reproduction (différences de tailles de pontes, etc.) et les variations des paramètres démograhiques moyens d'une année à l'autre sous l'effet de variations du milieu *sensu lato*.

Pour un effectif donné N_t, la variance de l'effectif N_{t+1} est la somme de la variance inter-individus (proportionnelle à N_t) et de la variance inter-années (proportionnelle à N_t^2). La part respective des deux types de variation dépend de l'effectif N_t de la population, comme nous l'avons représenté sur la figure 5.

Dans de petites populations, ce sont les variations inter-individus qui jouent principalement : les variations de l'effectif pourront être correctement représentées par des « processus de ramification » (voir par exemple JAGERS 1975).

Dans de grandes populations, seules les fluctuations inter-annuelles joueront un rôle : on peut associer à chaque année une matrice de LESLIE ; l'évolution des effectifs est alors représentée par un produit de matrices aléatoires (SYKES 1969, BOYCE 1977).

Dans les cas intermédiaires, les *processus de ramification en environnement aléatoire* permettent de bien rendre compte des variations stochastiques des effectifs. Outre des applications générales, relevant des stratégies démographiques (MOUNTFORD 1973, HEYDE et SCHUH 1978), ces modèles peuvent être utilisés dans des situations concrètes (DE ANGELIS 1976 : Bernache du Canada *Branta canadensis* ; LEBRETON 1978 : Cigogne blanche en Alsace). Le même cadre formel permet en théorie de représenter des croissances de population en représentant les deux sexes et les processus d'appariemment (GOODMAN 1953, 1968 *b*) qui posent souvent des problèmes génétiques importants (O'DONALD *et al.* 1974 à propos de *Stercorarius parasiticus*).

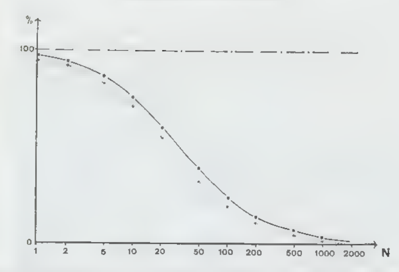


Fig. 5. - Pourcentage de la variance de l'effectif N_{t+1} dû à la variabilité de l'environnement (par opposition à la variance due aux différences entre individus) en fonction de l'effectif précédent N_t (à propos de la Cigogne blanche, et d'après les valeurs des paramètres utilisés dans LEBRETON (1978) pour une population stable) ; *tiret :* dans le processus de reproduction ; *pointillé*, dans le processus de décès. L'échelle des abscisses est logarithmique.

Enfin, les variations aléatoires interagissent avec les dépendances de la densité avec prépondérance de l'un ou l'autre phénomène, selon la nature des populations considérées comme l'ont bien montré les querelles entre ANDREWARTHA et BIRCH d'une part, LACK d'autre part. Il est possible de considérer des processus de ramification dépendant de la densité et d'estimer, par des procédures statistiques correctes, les paramètres de tels modèles ; cette approche en est encore à ses débuts (LEBRETON 1979).

IV. 5. AUTRES EXTENSIONS DU MODÈLE DE LESLIE

Il est possible de construire des modèles matriciels ou des prolongements déterministes en regroupant les individus selon des critères quelconques, et non plus forcément l'âge (voir USHER 1972 pour une revue). Ces possibilités ont été peu utilisées pour l'instant en dynamique de population d'oiseaux. Quand on distingue âge et position dans l'espace, on obtient des modèles de « migration », très employés pour les populations humaines (ROGERS et WILLIKENS 1978). La figure 6 represente un modèle de croissance avec immigration émigration de trois populations de Cigogne (d'apres LEBRETON 1978). A la limite, tout graphe représentant le devenir de groupes d'individus et non plus seulement de classes d'âge (comme dans la fig. 1) est transcriptible en un modèle de temps discret.

N_1		sous matrice	sous matrice	0000
N_2	Effectif Alsace	Alsace	émigration	0000
N_3	(4 classes d âge)	(Leslie)	de Bade	0000
N_4			en Alsace	0000
N_5	Effectif Bade	sous matrice	sous matrice	sous matrice
N_6	Wurtemberg A	émigration	Bade	émigration
N_7	(4 classes d'âge)	d'Alsace	Wurtemberg A	de B
N_8		vers Bade	(Leslie)	vers A
N_9	Effectif Bade	0000	0000	sous matrice
N_{10}	Wurtemberg B	0000	0000	Bade
N_{11}	(4 classes d'âge)	0000	0000	Wurtemberg B
N_{12}		0000	0000	(Leslie)

Fig. 6. — Structure d un modèle matriciel de trois populations de cigognes structurées en âge et soumises à des phénomènes d'émigration-immigration (d'après LEBRETON 1978, complété).

IV. 6. MODÈLES PARTICULARISÉS

Parmi les modèles relevant de l'*analyse de systèmes* et modélisant de façon complexe une population, certains se distinguent par l'utilisation comme « squelette » du modèle de LESLIE ou d'extensions de ce modèle. Par exemple HOFFMAN *et al.* (1978) construisent un modèle à 4 classes d'âge × 3 types d'individus pour étudier le devenir des colonies mixtes de *Larus occidentalis* et de *Larus glaucescens* comportant des hybrides en quantité stable. Intercalés dans le schéma général d'un modèle de LESLIE, figurent des *sous-modèles* de constitution des couples, de sensibilité de la fécondité à la densité...

Les auteurs concluent que des faibles taux d'immigration suffisent à expliquer le maintien d'une large zone hybride. De tels modèles présentent l'avantage d'être relativement normatifs, robustes, et commodes à communiquer (transparence). Ils fournissent des réponses suffisantes à des questions précises, et respectent le principe d'économie d'hypothèses. De tels modeles sont encore rares ; ils seront d'autant plus efficaces qu'ils seront envisagés et planifiés en même temps que les études de terrain. S'il est trop tôt pour tirer des conclusions sur la validité des modeles de l'analyse de systèmes en général, les quatre criteres ci-dessus semblent en tout cas des bons guides de construction, et de bons critères de jugement (canonicité, robustesse, transparence, économie).

V. CONCLUSIONS

La dynamique des populations d'oiseaux n'existe pas sans modélisation : le choix et la qualité des techniques de modélisation conditionnent la qualité des conclusions biologiques. Les techniques de modélisation qui se sont répandues et sont désormais accessibles sont :

1) le modèle de LESLIE,

2) les modèles d'estimation de survie dans des tables de reprise,

3) les techniques statistiques d'étude d'effectifs et de paramètres de fécondité.

Des modèles dépendant de la densité, équivalents à la loi logistique, peuvent être construits, mais en l'absence de techniques statistiques adéquates, l'approche expérimentale semble primordiale pour détecter des dépendances de la densité.

Les modèles énergétiques et les modèles probabilistes fournissent des directions prometteuses pour traiter toute une série de questions biologiques, ainsi que diverses extensions du modèle de LESLIE. A l'extrême, les modèles de l'« analyse de systèmes » doivent être regardés avec un œil critique si l'on veut pouvoir accorder quelque confiance aux réponses qu'ils fournissent.

Très schématiquement, une étude globale de la dynamique d'une population d'oiseaux employant les outils et concepts répandus il y a une dizaine d'années :

1) concluait à tort à des dépendances de la densité au seul vu des valeurs successives de l'effectif,

2) sous-estimait les taux de survie, et supposait une reproduction de (pratiquement) tous les adultes.

Les théories élaborées à partir de ces prémisses déduisaient logiquement que la mortalité dépendait de la densité et assurait la stabilité de la population : en un mot la mortalité était ajustée à la fécondité, celle-ci étant fixée par sélection naturelle comme donnant le plus grand nombre possible de jeunes à l'envol (LACK 1954, 1966).

Reprenant une étude similaire, avec les outils actuels, on conclurait, avec des moyens statistiques corrects, à une plus forte survie. Un bilan démographique par un modèle de LESLIE, et une éventuelle vérification expérimentale, montreraient que la proportion de reproducteurs réels parmi les reproducteurs potentiels est certainement bien inférieure à 1, notamment dans la classe d'âge des oiseaux se reproduisant pour la première fois (cf. KLOMP 1972).

Cette constatation est en accord avec les observations sur le comportement territorial et l'existence de « populations flottantes » (cf. KLOMP 1972). De là à accorder aux proportions de reproducteurs un rôle dépendant de la densité discret et efficace, il y a un pas sur lequel devraient se concentrer des efforts de recueil et de traitement de données.

Enfin, le tracé des difficultés rencontrées pour les modèles de dynamique de populations (monospécifiques) ne rend pas optimiste pour la construction de modèles de peuplements (pluri-spécifiques). Je ne vois,

en effet, aucun argument côté modélisation pour décider si la régulation intra-spécifique ou inter-spécifique est le moteur le plus important de la stabilité des peuplements.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement D. Chessel, D. Debouzie, J.M. Legay et A. Tamisier dont les critiques m'ont permis d'améliorer ce texte.

SUMMARY

This paper reviews modelling techniques in population dynamics which are available for ornithologists. The first part is devoted to average demography modelling by matrix models ; in the second one, techniques of estimation of population parameters are discussed in a critical way. In the third part, more complex dynamics problems are treated, and some directions to solve them are drawn : energy flow models, stochastic models... and the central problem of density-dependance. To conclude, possible implications of recent developments in parameters estimation and modelling techniques on bird population dynamics are briefly discussed.

REFERENCES

Anderson, D.R. (1972). — *Bibliography on methods of analysing Bird banding data.* Spec. Scient. Rept. Wildl., 156. Bureau of Sport, Fisheries and Wildlife. Washington D.C.

Barrat, A., Barré, H., et Mougin, J. (1976). — Données écologiques sur les Grands Albatros *Diomedea exulans* de l'île de la Possession (Archipel Crozet). *L'Oiseau et R.F.O.*, 46 : 143-155.

Beddington, J.R. (1974). — Age distribution and the stability of simple discrete time population models. *J. Theor. Biol.*, 47 : 65-74.

Beklova, M. (1976). — Contribution to the characteristics of population dynamics of certain hemisynanthropic species of birds in Czechoslovakia. *Zool. List.*, 25 : 147-155.

Bell, B.D., Catchpole, C.K., et Corbett, K.J. (1973). — The relationship between census results and breeding populations of some marshland passerines. *Bird Study*, 20 : 127-140.

Bellrose, F.C. (1955). — A comparison of recoveries from reward and standard bands. *J. Wildl. Manag.*, 19 : 71-75.

Bishop, J.A., et Sheppard, P.M. (1973). — An evaluation of two capture-recapture models using the technique of computer simulation : pp. 235-252 in Bartlett, M.S., et Hiorns, R.W., Eds. *The Mathematical theory of the dynamics of Biological populations.* Academic Press, Londres et New York.

Blondel, J. (1975). — La dynamique des populations d'oiseaux : pp. 147-232 in Lamotte, M., et Bourlière, F., Eds. *La démographie des populations de Vertébrés.* Masson, Paris.

Blondel, J. (1976). — Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. Zool. France*, 101 : 695-718.

Blondel, J. (1979). — *Biogéographie et écologie.* Masson, Paris.

Blondel, J., et Isenmann, P. (1979). — Insularité et démographie des Mésanges du genre *Parus* (*Aves*). *C.R. Acad. Sci.*, D, 289 : 161-164.

BOYCE, M.S. (1977). — Population growth with stochastic fluctuations in the life table. *Theor. Pop. Biol.*, 12 : 366-373.

BOYD, H., HARRISON J., et ALLISON, A. (1975). — *Ailes de canards. Etudes de productivités de canards.* Doc. O.N.C., Paris.

BROWNIE, E., ANDERSON, D.R., BURNHAM, K.P., et ROBSON, D.S. (1978). — *Statistical inference from band recovery data, a Handbook.* U.S. Fish and Wildlife Service, Res. Publ. n° 131.

BROWNIE, C., et ROBSON, D.S. (1976). — Models allowing for age dependent survival rates from band return data. *Biometrics*, 32 : 305-323.

BULMER, M.G. (1975). — The statistical analysis of density dependence. *Biometrics*, 31 : 901-911.

CAPILDEO, R., et HALDANE, J.B.S. (1954). — The mathematics of bird population growth and decline. *J. Anim. Ecol.*, 23 : 215-223.

CASWELL, H. (1978). — A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theor. Pop. Biol.*, 14 : 215-230.

CAUGHLEY, G. (1974). — Interpretation of Age ratios. *J. Wildl. Manag.*, 38 : 24-27.

CORMACK, R.M. (1970). — Statistical appendix to FORDHAM's paper. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 24-27.

CORMACK, R.M., PATIL, G.P., et ROBSON, D.S. (Eds) (1979). — *Sampling biological populations. (Statistical Ecol.,* Vol. 5). International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland, U.S.A.

COULSON, J.C. (1966). — The influence of pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 269-279.

COULSON, J.C. (1976). — An evaluation of the reliability of rings used on Herring and Lesser Black-backed Gulls. *Bird Study*, 23 : 21-26.

COULSON, J.C., et WOOLER, R.D. (1976). — Differential survival rates among breeding Kittiwake Gulls. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 205-213.

CULL, P., et VOGT, A. (1973). — Mathematical analysis of the asymptotic behavior of the Leslie population matrix model. *Bull. Math. Biol.*, 35 : 645-661.

DE ANGELIS, D.L. (1976). — Application of stochastic models to a wildlife population. *Math. Biosc.*, 31 : 227-236.

DEBOUZIE, D. (1978). — Etude critique de la méthode captures et recaptures multiples. pp. 137-200 *in* LEGAY, J.M., et TOMASSONE, R., Eds. *Biométrie et Ecologie.* Société Française de Biométrie, Paris.

DEMETRIUS, L. (1969). — The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components. *Math. Biosc.*, 4 : 129-136.

DERAMOND, M. (1959). — La dynamique des populations d'oiseaux à la lumière des travaux récents. *Alauda*, 17 : 161-198.

DERVIEUX, A., LEBRETON, J.D., et TAMISIER, A. (1980). — Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. *Terre et Vie*, 34 : 69-99.

ELIASSEN, E. (1963). — Preliminary results from new methods of investigating the physiology of birds during flight. *Ibis*, 105 : 234-237.

EVANS, M.E. (1979). — Aspects of the life cycle of the Bewick's Swan, based on recognition of individuals at a wintering Site. *Bird Study*, 26 : 149-162.

GANI, J. (1973). — Stochastic formulation for life tables, age distributions and mortality curves : pp. 291-302 *in* BARTLETT, M.S., et HIORNS, R.W., Eds. *The mathematical theory of the dynamics of biological populations.* Academic Press, Londres et New York.

GOODMAN, L.A. (1953). — Population growth of the sexes. *Biometrics*, 9 : 212-222.

GOODMAN, L.A. (1968 *a*). — An elementary approach to the population projection matrix, to the population reproductive value, and to related topics in the mathematical theory of population growth. *Demography*, 5 : 382-409.

GOODMAN, L.A. (1968 *b*). — Stochastic population models for the population growth of the sexes. *Biometrika*, 55 : 469-487.

HALDANE, J.B.S. (1955). — The calculation of mortality rates from ringing data. *Proc. XI° Cong. Int. Orn. Bâle* : 454-458.

HÉMERY, G., et LE TOQUIN, A. (1975). — Utilisation de la méthode des modèles pour l'étude des dépenses énergétiques du Pinson du Nord (*Fringilla montifringilla*) en période internuptiale. *C.R. Acad. Sci.*, D, 280 : 1153-1156

HÉMERY, G., HOUTSA, F., NICOLAU-GUILLAUMET, P., et ROUX, F. (1979). — Distribution géographique, importance et évolution numériques des effectifs d'Anatidés et de Foulques hivernant en France (janvier 1967 à 1976) *Bull. Mens. O.N.C.*, n° *sp. Scien. Techn.* Mai 79 : 5-9.

HÉMERY, G., NICOLAU-GUILLAUMET, P., et THIBAULT, J.C (1979) — Introduction à l'étude de la dynamique des populations françaises d'Hirondelles de cheminée (*Hirundo rustica*). *L'Oiseau et R.F.O.*, 49 : 213-230.

HENNY, C.J (1972) — *An analysis of the population dynamics of selected avian species.* Wildl. Res Rep n° 1, 99 p. U.S. Fish and Wildl Service, Washington, D.C.

HENNY, C.J., OVERTON, W.S., et WIGHT, H.M (1970). — Determining parameters for population by using structural models *J. Wildl. Managt.* 34 690-703.

HENNY, C.J., et WIGHT, H.M (1969). — An endangered Osprey population : estimates of mortality and production. *Auk*, 86 : 188-198.

HEYDE, C.C., et SCHUH, H.J. (1978). — Uniform bounding of probability generating functions and the evolution of reproduction rates in birds. *J. Appl. Prob.*, 15 : 253-250.

HICKEY, J.J. (1952). — *Survival studies of banded birds.* U.S. Fish and Wildlife Service Spec. Scient. Rep. n° 15, 177 p.

HOFFMAN, W., WIENS, J.A., et SCOTT, J.M (1978). — Hybridization between gulls (*Larus glaucescens* and *Larus occidentalis*) in the Pacific Northwest *Auk*, 95 : 441-458.

ITÔ, Y. (1972) — On the methods of determining density dependences by means of regression. *Oecologia*, 10 : 347-372.

JACKSON, F., SIEGFRIED, W.R., et COOPER, J. (1976). — A simulation model for the population dynamics of the Jackass Penguin. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 42 : 11-21.

JAGERS, P. (1975). — *Branching processes with biological applications.* Wiley, Londres.

JOHNSON, D.H. (1974). — Estimating survival rates from banding of adult and juvenile birds. *J. Wildl. Manag.*, 38 : 290-297.

KADLEC, J.A. (1975). — Recovery rates and loss of aluminium, titanium, and incoloy bands on Herring Gulls. *Bird banding*, 46 : 230-235.

KEYFITZ, N. (1968). — *Introduction to the mathematics of population.* Addison-Wesley, Mass.

KIMURA, M., et CROW, J.F. (1963). — The measurement of effective population number. *Evolution*, 17 : 279-288.

KLOMP, H. (1972). — Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour. *Neth. Journ. Zool.*, 22 : 456-488.

KREBS, J.R. (1970). — Regulation of numbers in the Great Tit (Aves, Passeriformes). *J. Zool.*, 162 : 317-333.

KUNO, E. (1971) — Sampling errors as a misleading artefact in « Key factor » analysis. *Res. Pop. Ecol.*, 13 : 28-45.

LACK, D. (1946). — Do juvenile birds survive less well than adults ? *Brit. Birds* 39 : 258-264.

LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers.* Oxford Univ Press, Oxford.

LACK, D. (1966). — *Population studies of birds.* Oxford Univ. Press, Oxford.

LANDRY, P. (1978). — *Modélisation et comparaison de l'impact énergétique de deux populations françaises de Mouette rieuse (Larus ridibundus L.).* Thèse 3ᵉ cycle, Lyon, 117 p. + annexes.

LEBRETON, J.D. (1973) — *Introduction aux modèles mathématiques de la dynamique des populations.* Informatique et Biosphère, Paris : 77-116.

LEBRETON, J.D. (1974). — *Quelques modèles en temps discret de la dynamique des populations Application à la Mésange charbonnière et au Fuligule milouin.* Thèse 3ᵉ cycle, Lyon, 28 p.

LEBRETON, J.D. (1977). — Maximum likelihood of survival rates from bird band returns : some complements to age dependent methods. *Biométrie-Praximétrie*, 17 : 145-161.

LEBRETON, J.D. (1978). — Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de Cigogne blanche (*Ciconia ciconia* L.) en Europe occidentale : pp. 277-343 *in* LEGAY, J.M., et TOMASSONE, R., Eds. *Biométrie et Ecologie*. Société Française de Biométrie, Paris.

LEBRETON, J.D. (1979). — Applications of discrete time branching processes to bird population dynamics modelling. *Comm. Xe Conf. Int. de Biometrie*, Guaruja, Brésil (*à paraître*).

LEBRETON, J.D., et ISENMANN, P. (1976). — Dynamique de la population camarguaise de Mouette rieuse : un modèle mathématique. *Terre et Vie*, 30 : 529-549.

LEBRETON, J.D., et LANDRY, P. (1979). — Fécondité de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* dans une colonie importante de la plaine du Forez (Loire, France). *Gerfaut*, 69 : 159-194.

LEGAY, J.M. (1973). — *La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale*. Informatique et Biosphère, Paris : 1-76.

LE MAHO, Y. (1980). — Le coût énergétique de la locomotion chez les oiseaux : le vol, la marche et la nage. *Comm. VIIIe Colloque Francophone d'Ornithologie*, Paris.

LESLIE, P.H. (1945). — On the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 33 : 183-212.

LESLIE, P.H. (1948). — Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35 : 213-245.

LESLIE, P.H. (1966). — The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of Guillemot (*Uria aalge* Pont.). *J. Anim. Ecol.*, 35 : 291-301.

LOBDELL, C.H., CASE, K.E., et MOSBY, M.S. (1971). — Evaluation of harvest strategies for a simulated wild Turkey population. *J. Wildl. Manag.*, 36 : 493-497.

LUDWIG, J.P. (1967). — Band loss. Its effect on banding data and apparent survivorship in the Ring Billed Gull population of the great lakes. *Bird Banding*, 38 : 309-323.

MAELZER, D.A. (1970). — The regression of Log (N_{n+1}) on Log (N_n) as a test of density dependence : an exercise with computer constructed density independent populations. *Ecology*, 51 : 810-822.

MANLY, B.F.J. (1977). — The determination of key factors from life table date. *Oecologia*, 31 : 111-117.

MANLY, B.F.J. (1978). — Some examples of a method for determining key factors from life-table data. *Oecologia*, 35 : 119-122.

MERTZ, D. (1971). — The mathematical demography of the California Condor population. *Amer. Nat.*, 105 : 437-453.

MILLS, J.A. (1972). — A difference in band loss from male and female Red billed Gulls *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Ibis*, 114 : 252-255.

MORRIS, R.F. (1959). — Single factor analysis in population dynamics. *Ecology*, 40 : 580-588.

MOUNTFORD, M.D. (1973). — The significance of clutch-size : pp. 315-323 *in* BARTLETT, M.S., et HIORNS, R.W., Eds. *The mathematical theory of the dynamics of Biological populations*. Academic Press, Londres et New York.

NORTH, P.M. (1977). — A Novel clustering method for estimating numbers of bird territories. *J. Roy. Stat. Soc.*, C, 26 : 149-155.

NORTH, P.M. (1978). — *Relating Heron survival rates to winter weather conditions*. Doc. polycop. Math. Institute, Univ. of Kent, Canterbury.

O'DONALD, P., WEDD, N.S., et DAVIS, J.W.F. (1974). — Mating preferences and sexual selection in the Arctic Skua. *Heredity*, 33 : 1-16.

PENNYCUICK, L. (1969). — A computer model of the Oxford Great tit population. *J. Theor. Biol.*, 22 : 381-400.

PERRINS, C.M. (1970). — Population studies of the Great tit, *Parus major*. *Proc. Adv. Study. Institute Dyn. Numbers Pop.* (Oosterbeek, 1970) : 524-531.

PERRINS, C.M. (1979). — *British tits.* Collins, Londres.

RICKLEFS, R.E. (1973). — Fecundity, mortality and Avian demography : pp. 366-447 *in* FARNER, D.S., Ed. *Breeding biology of birds.* N. A. Sc. Washington, D.C.

ROGERS, A., et WILLEKENS, F. (1978) — Migration and settlement measurement and analysis. *I.I.A.S.A. Rep.*, 78 : 1-112.

SAINT-AMANT, J.L.S. (1970). — The detection of regulation in animal populations. *Ecology*, 51 : 823-828.

SALT, G.W. (1966). — An examination of logarithmic regression as a measure of population density response. *Ecology*, 47 : 1035-1039.

SEBER, G.A.F. (1970). — Estimating time specific survival and reporting rates for adult birds from bird-band returns. *Biometrika*, 56 : 491-497.

SEBER, G.A.F. (1971). — Estimating age-specific survival rates from bird band returns when the reporting rate is constant. *Biometrika*, 58 : 491-497.

SEBER, G.A.F. (1972). — Estimating survival rates from bird-band returns. *J. Wildl. Manag.*, 36 : 405-413.

SEBER, G.A.F. (1973). — *The estimation of animal abundance and related parameters.* Griffin, Londres.

SKELLAM, J.G. (1967). — Seasonal periodicity in theoretical population ecology. *Proc. 5th Berkeley Symp*, IV : 179-205.

SLADE, N.A (1977). — Statistical detection of density dependence from a series of sequential censures. *Ecology*, 58 : 1094-1102.

SYKES, Z.M. (1969). — Some stochastic version of the matrix model for population dynamics. *J. Amer. Stat. Assoc.*, 64 : 111-130.

TAMISIER, A. (1970). — Chasse et mortalité chez les Sarcelles d'hiver *Anas crecca crecca* L. baguées en Camargue. *Doc. polycop. IVe Entretiens de Chizé.*

USHER, M.B. (1972). — Development in the Leslie matrix model : pp. 29-60 *in* JEFFERS, J.N.R., Ed. *Mathematical models in ecology.* Blackwells, Oxford.

VARLEY, G.C., et GRADWELL, G.R. (1960). — Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.*, 29 : 339-401.

VARLEY, G.C., et GRADWELL, G.R. (1968). — Population models for the winter moth. *Symp. Roy. Ent. Soc.*, 4 : 132-142.

VUILLEUMIER, F. (1979). — La niche de certains modélisateurs : paramètres d'un monde réel ou d'un univers fictif. *Terre et Vie*, 33 : 375-423.

WIENS, J.A., et SCOTT, J.M. (1975). — Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird populations. *Condor*, 77 : 439-452.

Laboratoire de Biométrie associé au C.N.R.S. n° 243,
Département de Biologie générale et appliquée,
Université Claude Bernard, Lyon I,
43, bd. du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

Nouvelles précisions sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis*

par C. JOUANIN, G. HEMERY, J.-L. MOUGIN et F. ROUX

Dans un précédent article (JOUANIN, ROUX et ZINO 1977), nous avons exposé comment le baguage systématique de poussins de *Calonectris diomedea borealis* à l'île Selvagem Grande (30°09' N, 15°52' W) à l'automne des années 1968, 1969, 1970 et 1971, puis le contrôle de la colonie en 1973, 1974 et 1975 nous avaient indiqué l'âge du premier retour à terre des jeunes adultes et l'âge de la première reproduction.

Les circonstances ne nous ont pas permis de nous rendre aux îles Selvagens en 1976 et en 1977, mais nous avons pu reprendre de nouvelles campagnes de contrôles au début de l'été de 1978 et au debut de l'été de 1979. Les dates de ces excursions et les noms des participants sont les suivants :

— 14-21 juillet 1978 : C. JOUANIN, J.-L. MOUGIN, F. ROUX ;
— 27 juin - 3 juillet 1979 : J.-L. MOUGIN, F. ROUX.

Nous remercions Mme Dra. Margarida BORGES DE CARVALHO, à l'époque directeur du Centro de Estudos de Migrações e Protecção de Aves (CEMPA) à Lisbonne, aujourd'hui secrétaire d'Etat à l'environnement, qui a bien voulu nous donner les autorisations indispensables, ainsi que le capitaine du port de Funchal qui a assuré notre transport sur les vedettes chargées de la surveillance des îles. Toute notre reconnaissance va aussi bien entendu à notre ami Alexander ZINO qui n'a pas pu participer personnellement à ces deux campagnes, mais qui a fort contribué, avec son efficacité coutumière, à leur organisation et à leur succès.

Les resultats obtenus nous permettent d'apporter de nouvelles précisions sur l'acquisition de l'aptitude a la reproduction chez le Puffin cendré et de compléter les indications précédemment publiées.

La date des visites avait été choisie en fonction des contrôles que nous avions en vue. C'est pendant la période d'incubation que l'on a le maximum de chances de capturer des adultes dont le statut de reproducteur ne fait pas de doute. Les premières éclosions des Puffins cendrés

se situent vers la mi-juillet et ne commencent à devenir nombreuses qu'à la fin du mois (ZINO 1971). A l'époque choisie, la totalité des reproducteurs (ou du moins la moitié d'entre eux puisque les partenaires de chaque couple se relaient dans la tâche d'incubation) se trouvent sur leur nid à couver un œuf ou exceptionnellement à garder un poussin précoce qui vient d'éclore. Réciproquement, l'île n'est fréquentée pendant la journée que par les individus engagés dans le processus de la reproduction.

Notre travail consiste à visiter méthodiquement le plus grand nombre possible de sites de reproduction occupés et à soulever l'adulte présent pour noter éventuellement le numéro de la bague qu'il porte.

RÉSULTATS DE LA CAMPAGNE DE CONTRÔLES DE 1978

920 oiseaux adultes ont été contrôlés au nid. 903 couvaient un œuf (848) ou gardaient un très jeune poussin (55). Les 17 autres individus étaient « inemployés », c'est-à-dire qu'ils occupaient un site de nidification, mais n'avaient ni œuf ni poussin (1).

De ces 903 adultes reproducteurs certains :

— 34 portaient des bagues posées en 1968
— 39 portaient des bagues posées en 1969
— 35 portaient des bagues posées en 1970
— 14 portaient des bagues posées en 1971

soit au total 122 bagues. 122/903 = 13,51 % des adultes reproducteurs capturés appartenaient aux classes de poussins nés dans les années 1968 à 1971 (adultes âgés de 10, 9, 8 et 7 ans. Cf. JOUANIN, ROUX et ZINO 1977 : 354, note infrapaginale).

Mais pour estimer la proportion d'adultes reproducteurs selon l'âge, il faut apporter des corrections au nombre de bagues contrôlées, car :

a) Il n'a pas été posé, de 1968 à 1971, le même nombre de bagues chaque année. On a évidemment moins de chances de retrouver une bague d'un lot de 2 500 que d'un lot de 3 000. Les nombres de contrôles ci-dessus doivent donc être pondérés en fonction de celui des bagues posées à l'origine :

oiseaux âgés de 10 ans : $34 \times \frac{3\,000}{2\,500} = 41$

oiseaux âgés de 9 ans : $39 \times \frac{3\,000}{3\,000} = 39$

(1) Il est possible que ces inemployés soient des reproducteurs déjà malchanceux, c'est-à-dire qu'ils aient pondu, mais qu'ils aient ensuite perdu leur œuf pour une raison ou une autre. Un œuf laissé un instant sans surveillance dans un abri trop ouvert, ou qu'un geste maladroit envoie rouler un peu à l'écart dans un endroit exposé, est immédiatement happé par l'un des Goélands *Larus argentatus atlantis* Dwight, qui ont leur poste de guet devant les pentes occupées par les Puffins.

oiseaux âgés de 8 ans : $35 \times \frac{3\,000}{2\,881} = 36{,}5$

oiseaux âgés de 7 ans : $14 \times \frac{3\,000}{3\,000} = 14$

b) Par suite de la mortalité annuelle, les chances de retrouver les oiseaux sont inégales. Les chances de retrouver un oiseau âgé de 10 ans sont plus faibles que celles de retrouver un oiseau de 9 ans, etc. Néanmoins, quand il s'agit d'adultes, et c'est le cas ici, la différence d'une année à l'autre est faible, puisque la mortalité des Procellariens adultes est peu élevée. D'après les données de la littérature (cf. ASHMOLE 1971), elle varie de 3 à 7 %. Nous l'estimerons ici en moyenne à 5 %.

On trouve donc :

oiseaux âgés de 10 ans : $41 : (0{,}95)^3 = 47{,}6$
oiseaux âgés de 9 ans : $39 : (0{,}95)^2 = 43{,}2$
oiseaux âgés de 8 ans : $36{,}5 : 0{,}95 = 38{,}4$
oiseaux âgés de 7 ans : $= 14$

soit au total 143,2 oiseaux (fig. 1).

En rapportant ces nombres à celui des adultes reproducteurs certains de l'expérience (903 oiseaux), nous trouvons 5,27 % des oiseaux de 10 ans, 4,78 % des oiseaux de 9 ans, 4,25 % des oiseaux de 8 ans et 1,56 % des oiseaux de 7 ans, soit au total 15,86 %. Un test de χ^2 pratiqué sur les données de départ montre que la classe des poussins bagués en 1971 (adultes âgés de 7 ans) est trop faiblement représentée dans l'échantillon, et ce de façon très hautement significative. Nous sommes donc fondés à dire qu'une très grande proportion des oiseaux âgés de 7 ans (au moins

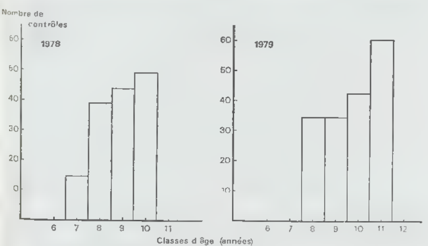


Fig. 1. — Résultats pondérés des campagnes de contrôles de 1978 et 1979.

les deux tiers) ne se reproduit pas encore. En revanche, il n'y a pas de différence significative au seuil de probabilité de 5 % entre les nombres des contrôles correspondant aux classes de poussins bagués en 1968, 1969 et 1970 (adultes âgés de 8, 9 et 10 ans). Les nombres trouvés sont dans l'ordre croissant avec l'âge des oiseaux, ce qui semblerait indiquer que l'aptitude à la reproduction continue de progresser jusqu'à 10 ans au moins, mais le traitement mathématique ne permet pas de l'affirmer.

Résultats de la campagne de contrôle de 1979

1 437 oiseaux adultes ont été contrôlés au nid. 1 415 couvaient un œuf (à la date, plus précoce qu'en 1978, à laquelle ont été faits les contrôles de 1979, aucune éclosion n'avait encore eu lieu). Les 22 autres individus étaient des adultes inemployés, c'est-à dire qu'ils se trouvaient dans un site de nidification sans œuf. Même remarque que précédemment : il est possible que ces inemployés soient de véritables reproducteurs mais dont l'œuf a été perdu.

De ces 1 415 adultes reproducteurs :

— 43 portaient des bagues posées en 1968
— 38 portaient des bagues posées en 1969
— 31 portaient des bagues posées en 1970
— 34 portaient des bagues posées en 1971

soit au total 146 bagues. 146/1 415 = 10,32 % des adultes trouvés reproducteurs appartenaient aux classes de poussins nés dans les années 1968 à 1971 (adultes âgés de 11, 10, 9 et 8 ans).

Apportons aux résultats de la campagne de contrôles de 1979 les mêmes corrections que nous avons apportées à ceux de 1978. Pondérons le nombre de bagues trouvées en fonction du nombre de bagues posées à l'origine et en fonction de la mortalité annuelle. Nous obtenons :

oiseaux de 11 ans : $43 \times \frac{3\,000}{2\,500} : (0{,}95)^3 = 60{,}2$

oiseaux de 10 ans : $38 \times \frac{3\,000}{3\,000} : (0{,}95)^2 = 42{,}1$

oiseaux de 9 ans : $31 \times \frac{3\,000}{2\,881} : 0{,}95 = 34{,}0$

oiseaux de 8 ans : $34 \times \frac{3\,000}{3\,000} = 34{,}0$

soit au total 170,3 oiseaux ou 12,04 % de l'effectif total des reproducteurs contrôlés (4,25 % pour les oiseaux de 11 ans, 2,98 % pour les oiseaux de 10 ans, et 2,40 % respectivement pour les oiseaux de 9 ans et pour ceux de 8 ans) (fig. 1).

On notera que ces nombres sont croissants avec l'âge des oiseaux comme dans la campagne précédente, ce qui semble confirmer que le recrutement des reproducteurs n'est pas encore terminé à l'âge de 10 ans, mais le petit nombre des classes d'âge soumises à l'expérience — quatre — ne permet pas de démontrer de manière simple la validité statistique de ce résultat apparent.

Une première surprise apportée par les résultats de 1979 est que la proportion de contrôles est inférieure à celle de l'année précédente. On serait en droit d'attendre le contraire puisqu'en prenant une année de plus le nombre des oiseaux subadultes devenus adultes et reproducteurs a nécessairement augmenté de manière plus importante que la mortalité annuelle des adultes. Les oiseaux qui avaient 7 ans en 1978 ayant 8 ans en 1979, on pouvait penser que leur proportion passerait de 1,56 % à environ 4 % et que par conséquent la proportion totale des contrôles passerait 18 %. Nous venons de voir qu'elle n'atteint pas 13 %.

Ce « déficit » par rapport à nos espérances tient vraisemblablement à une différence dans la manière dont ont été recherchés les oiseaux. La probabilité de recapture des oiseaux marqués et se trouvant à la colonie varierait selon le mode opératoire d'une année à l'autre pour une raison que nous n'avons pas élucidée jusqu'à présent.

Une deuxième surprise est le petit nombre de contrôles communs aux deux années : 14. Les mêmes endroits ont pourtant été prospectés. La moitié des adultes reproducteurs étant présents pendant la journée à la colonie, la probabilité théorique de recapture deux années consécutives, si les adultes se reproduisent tous les ans, est de 0,50 × 0,50 = 0,25, soit, en pondérant avec le coefficient de survie, 0,25 × 0,95 = 0,2 375. Là encore, il est probable que le mode opératoire est le biais en cause, sans que les opérateurs en aient eu conscience (2).

En revanche, comme les résultats de l'an passé le laissaient présumer, le nombre de bagues de 1971 retrouvées est d'une grandeur proche de celle des bagues de 1970 et de 1969. En d'autres termes, l'aptitude à la reproduction qui n'était acquise que par une faible proportion des oiseaux de la classe de 7 ans se rapproche beaucoup du maximum

(2) Une preuve en est fournie par les résultats obtenus dans deux quadrats balisés où les nids sont numérotés et systématiquement suivis. En 1978, pour 2[illegible]9 examens de reproducteurs certains, nous avons relevé 26 bagues posées de 1969 à 1971. En 1979, pour 188 reproducteurs examinés, nous avons relevé 30 bagues des mêmes années. Le nombre de bagues communes aux relevés de 1978 et de 1979 est de 7 : 7 : 30 = 23,3 %, ce qui est très voisin du rendement théorique. Un résultat pratiquement identique est obtenu si, au lieu de ne tenir compte que des bagues posées sur des poussins au cours des années 1969 à 1971, nous incluons dans notre calcul les bagues posées dans les quadrats [illegible] sur des adultes reproducteurs d'âge inconnu qui y occupaient des nids. En 1978 notamment, nous avons bagué tous les adultes reproducteurs qui ne l'étaient pas déjà, en faisant deux fois, à quelques jours d'intervalle, la visite des quadrats. Au total, en 1978 nous avions 213 bagues portées par des adultes d'âge inconnu ; en 1979, nous en avons trouvé 63. Le nombre de bagues communes aux deux années était 52. 52 : 213 = 24,4 %, ce qui, encore une fois, est très voisin du rendement théorique.

théorique à l'âge de 8 ans (fig. 2) (3). Un test de χ^2 pratiqué sur ces résultats ne montre pas de différence significative au seuil de probabilité de 5 % entre le nombre de contrôles correspondant aux classes des oiseaux âgés de 8, 9, 10 et 11 ans.

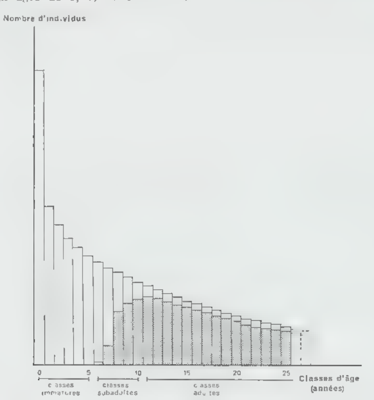


Fig. 2. — Représentation schématique d'une population de Puffins cendrés. En blanc les individus non reproducteurs, en grisé les individus reproducteurs. Nous désignons par le terme de subadultes les *classes d'âge* au cours desquelles se fait progressivement l'acquisition de l'aptitude à la reproduction et qui font plus précisément l'objet du présent article. Pour les classes immatures, la figure illustre le cas où la mortalité au cours de la 1e année serait de 50 % et se stabiliserait rapidement ensuite au niveau de 5 %. La proportion d'individus non reproducteurs dans les classes adultes a été figurée, mais son évaluation est entièrement arbitraire

(3) Précisons que le maximum théorique 100 % n'est dans la réalité certainement jamais atteint. Il signifierait que *tous* les oiseaux parvenus à un certain âge sont aptes à se reproduire et le font, double supposition absurde dans sa rigueur, qui ne tient pas compte des échecs existentiels. Il y a vraisemblablement toujours un certain pourcentage d'adultes qui ne se reproduit pas : adultes constitutionnellement inaptes, adultes que les circonstances empêchent de le faire. Ce que nous cherchons à déterminer, ce n'est pas l'âge à partir duquel tous les adultes se reproduisent (cet âge n'existe pas), c'est l'âge à partir duquel la proportion des adultes reproducteurs dans une classe d'âge n'augmente plus.

Détermination de la proportion de reproducteurs dans les différentes classes d'age

Il est évidemment tentant de reporter sur un seul graphique les résultats numériques des deux expériences, mais on ne peut le faire directement car quelle commune mesure adopterait on ? Nous tournerons la difficulté en recherchant une formule générale qui convienne également à tous les contrôles ultérieurs

Le nombre des oiseaux contrôlés comme reproducteurs à l'âge i (Nc_i) est proportionnel :

- au nombre d'oiseaux bagués dans la classe correspondante, c'est-à-dire au nombre de poussins bagués i années auparavant (Nb_i) ;
- à la probabilité de survie entre le moment du baguage (année 0) et l'année i, c'est-à-dire à la probabilité de survie jusqu'à l'âge i (Ps_i) ,
- à la probabilité de présence comme reproducteurs à la colonie à l'âge i des oiseaux qui sont vivants à l'âge considéré (Pr_i) ;
- à la probabilité qu'un oiseau reproducteur l'année i soit capturé par l'observateur (Pc_i). Cette probabilité dépend du mode opératoire, de facteurs personnels et circonstanciels, mais en tout état de cause, elle est elle-même proportionnelle au nombre total d'oiseaux capturés l'année i (Nt_i). Nous écrirons donc :

(1)
$$Nc_i = Nb_i \times Ps_i \times Pr_i \times Pc_i$$

ou encore :

(2)
$$Nc_i = Nb_i \times Ps_i \times Pr_i \times C.\,Nt_i$$

formule dans laquelle c'est la valeur de Pr_i que nous cherchons à estimer. On en tire :

(3)
$$Pr_i = \frac{Nc_i}{Nb_i \times Ps_i \times C.\,Nt_i}$$

Les seules données de l'expérience (grandeurs mesurées directement sur le terrain) sont Nc_i, Nb_i et Nt_i.

La probabilité de survie Ps_i nous est inconnue, mais elle peut être décomposée en deux parties différentes : pendant les premières années de la vie (4), la mortalité est très forte , ultérieurement, elle se stabilise

(4) Nous écrivons « les premières années », car on ne peut envisager de connaître que le taux de survie global au moment de la réapparition des oiseaux sur les lieux de reproduction. L'évolution de la mortalité chez les jeunes Procellariens au cours de ces premières années qu'ils passent entièrement en mer et où ils sont incontrôlables, est impossible à suivre. Mais il est vraisemblable que la sélection n'exerce de grands ravages que pendant l'année sinon même les semaines qui suivent l'envol, et que, une fois passée cette phase critique d'adaptation, le taux de survie se stabilise à un niveau voisin de celui que l'on constate chez les adultes.

a un niveau qui, chez les Procellariens, est très peu élevé comme nous l'avons déjà rappelé. Nous admettrons dans ce qui suit que la survie annuelle est stabilisée à partir de l'âge de 7 ans au niveau de 0,95. Il en résulte que :

$Ps_8 = (0{,}95)\ Ps_7$; $Ps_9 = (0{,}95)^2\ Ps_7$; $Ps_{10} = (0{,}95)^3\ Ps_7$; ... ;

$Ps_i = (0{,}95)^{i-7}\ Ps_7$

où Ps_7 est inconnu.

(4) $$Pr_i = \frac{Nc_i}{Nb_i \times (0{,}95)^{i-7} \times Nt_i \times (C.Ps_7)}$$

$$Pr_i = \frac{Nc_i}{Nb_i \times (0{,}95)^{i-7} \times Nt_i . K}$$

Nous supposerons : 1) que la constante $C.Ps_7 = K$ est indépendante de l'année considérée ; 2) qu'au point de vue théorique, $Pr_{11} = 1$, c'est-à-dire que tous les oiseaux sont reproducteurs à partir de la onzième année qui suit leur naissance (autrement dit : $Pr_{11} = Pr_{12} = Pr_{13}$, etc.).

Ces hypothèses se traduisent ainsi dans l'équation (4) ci-dessus pour nos résultats de l'année 1979 :

$$Pr_{11}^{79} = 1 = \frac{43}{(0{,}95)^{11-7} . 2\,500 . 1\,415 . K}$$

d'où :

$$K = \frac{43}{0{,}95^4 . 2\,500 . 1\,415} = 1{,}49 . 10^5$$

En introduisant cette *estimation* de la valeur de K dans l'équation (4), on obtient les valeurs suivantes :

$Pr_{10}^{79} = 0{,}70$; $Pr_9^{79} = 0{,}57$; $Pr_8^{79} = 0{,}57$;

ce qui signifie que 70 % des oiseaux survivants à 10 ans sont reproducteurs, etc.

Si nous reportons la valeur de Pr_{10} ainsi obtenue (0,70) dans l'expérience de l'année 1978, nous en tirons une nouvelle *estimation* de la valeur de K . 2,5 10^5 et en l'introduisant dans l'équation (4), nous obtenons les valeurs suivantes :

$Pr_9^{78} = 0{,}64$; $Pr_8^{78} = 0{,}57$; $Pr_7^{78} = 0{,}21$.

Toutes les valeurs de Pr ainsi obtenues peuvent être reportées sur le même graphique (fig 3). Elles représentent le pourcentage de reproducteurs dans chaque classe d'âge de 7 à 11 ans. Nous savons par ailleurs (JOUANIN, ROUX et ZINO 1977) que la courbe commence en abscisse à 6 ans. Pour chacun des âges de 8 à 9 ans, nous avons deux estimations assez voisines l'une de l'autre. Il est vraisemblable que les futurs contrôles ne les modifieront guère. La partie supérieure du tracé est évidemment beaucoup plus incertaine. C'est une conséquence du nombre relativement élevé de contrôles d'oiseaux âgés de 11 ans obtenus en 1979 ; ce résultat peut être fortuit : nous avons dit que l'indication qu'il fournit n'est pas significative au seuil de probabilité de 5 %. Nous avons en outre arbitrairement supposé que la courbe atteignait son maximum à 11 ans. Il faut attendre les résultats de futures campagnes de contrôle pour

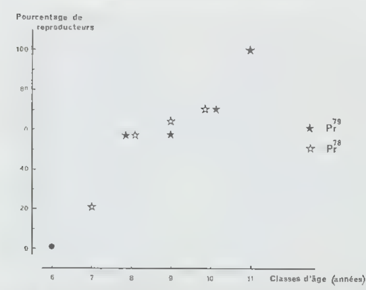


Fig. 3. — Représentation graphique de l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez les Puffins cendrés de Selvagem Grande, d'après les contrôles sur le terrain de 1978 et 1979.

savoir à quel âge la proportion de reproducteurs parmi les survivants se stabilise réellement. Enfin, pour l'âge de 10 ans, nous n'avons encore en réalité qu'une seule estimation.

Mais d'ores et déjà il est nécessaire d'attirer l'attention sur le caractère progressif de l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez ces oiseaux longévifs. Cinq années d'âge au moins séparent les reproducteurs les plus précoces (6 ans) des plus tardifs (au moins 11 ans). Dans cette marge se trouverait l'un des facteurs dépendant de la densité qui assurent la stabilité de la population. Il y a là en tous cas une possibilité pour elle de compenser ses déficits ou ses excédents en accélérant ou en retardant la maturité globale des classes d'âge.

Dans le cas de la colonie de Puffins cendrés de Selvagem Grande, il faut rappeler qu'elle a été soumise pendant plus d'un siècle à une exploitation sévère et qu'elle a subi en 1975 et en 1976 de graves dévastations.

L'île était autrefois affermée en vue de la récolte à l'automne des poussins de Puffins cendrés. PICKERING (1959), LOCKLEY (1952) et JOUANIN et ROUX (1964, 1966) ont décrit ailleurs la chasse dont ces oiseaux étaient l'objet depuis des temps immémoriaux. Pour les pêcheurs portugais de Madère, les Puffins cendrés jouaient le même rôle que les *Puffinus tenuirostris* en Australie et les *P. griseus* en Nouvelle-Zélande. C'étaient des « mutton-birds », des oiseaux de boucherie.

Jusqu'en 1963, la colonie semble avoir fait preuve d'une étonnante stabilité. James Yate JOHNSON (PICKERING 1959), qui écrivait en 1885,

assurait déjà que 18 000 à 20 000 oiseaux étaient capturés chaque année. SCHMITZ, en 1907, indiquait que « chaque année de 20 à 22 000 sont tués sur les îles Salvages ». JOUANIN et ROUX (1966) ont publié le nombre exact de poussins collectés pendant les années 1956 à 1963, et les ayants droit de cette chasse singulière les ont assurés qu'un nombre de 20 à 22 000 pouvait être considéré comme la récolte moyenne des années antérieures, depuis qu'un ramassage systématique était organisé.

Mais à partir de 1964 la récolte accusa un fléchissement très sensible. C'est pour enrayer ce déclin et pour restaurer la population que, sur l'initiative de A. ZINO, la chasse traditionnelle fut interrompue en 1968 et qu'ultérieurement l'île fut érigée en réserve naturelle (1971).

Malheureusement, à la faveur de l'absence de gardiennage, des actes de vandalisme furent commis en 1975 et en 1976. Circonstance aggravante les déprédations s'exercèrent aux dépens d'oiseaux adultes au printemps et en été : des milliers d'ailes furent retrouvées amoncelées en piles.

Les effectifs de la colonie de Puffins cendrés de Selvagem Grande se trouvent donc actuellement à un niveau très inférieur à leur optimum et on est en droit de supposer que toutes ses énergies sont mobilisées en vue de sa reconstitution. La courbe de la figure 3 illustrerait une situation de crise et représenterait une maturation accélérée par rapport à la normale.

SUMMARY

In a previous paper we have indicated that the Cory's Shearwaters do not make a landfall until they are four years old and that the most precocious individuals start breeding when six years old.

Here we present the data resulting from the 1978 and 1979 controls of the birds ringed as chicks during the falls of 1968-1971. Only a small proportion of the seven years old birds are breeders and it does not seem that the reproduction is complete at the population level before eleven years old. Five years at least separate the latest breeding birds from the most precocious ones. A mathematical attempt is made to show the numerical results of the successive yearly experiences on the same graphic.

Reproduction appears quite progressive at the population level. The rate of breeders among the survivors of successive age classes might express one of the density-dependent factors which fits the population to its optimum.

REFERENCES

ASHMOLE, N.P. (1971). — Sea bird ecology and the marine environment. *In Avian Biology*, FARNER et KING ed., vol. I : 223-286.

JOUANIN, C., HÉMERY, G., MOUGIN, J. L., et ROUX, F. (1980). — Sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin cendré. *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, 290 : 995-998.

JOUANIN, C., et ROUX, F. (1964). — Une mission aux îles Salvages. *Science et Nature*, 61 : 3-10.

JOUANIN, C., et ROUX, F. (1966). — La colonie de Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* (Cory) de Selvagem Grande. *Bol. Mus. Mun. Funchal* 20, 89 : 14-28.

JOUANIN, C., ROUX, F., et ZINO, A. (1977). — Sur les premiers résultats du baguage des Puffins cendrés aux îles Selvagens. *L'Oiseau et R.F.O.*, 47 : 351-358.
LEBRETON, J.-D. (1977). — Maximum likelihood estimation of survival rates from bird band returns : some complements to age-dependent methods. *Biométrie-Praximétrie,* 17 : 145-156.
LOCKLEY, R.M. (1952). — Notes on the birds of the islands of the Berlengas (Portugal), the Desertas and Baixo (Madeira) and the Salvages. *Ibis,* 94 : 144-157.
PICKERING, C.H.C. (1959). — Note sur le Puffin cendré aux îles Salvages. *L'Oiseau et R.F.O.*, 29 : 1-3.
SCHMITZ, E. (1907). — On the birds of Madeira. *Proc. IV Intern. Orn. Congr.*, London 1905 : 449-453.
ZINO, A. (1971). — The breeding of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* on the Salvage Islands. *Ibis,* 113 : 212-217.

C. J. et J.-L. M. :
Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux),
Muséum National d'Histoire Naturelle
55, rue de Buffon, 75005 Paris.

G. H. et F. R. :
Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux,
Museum National d'Histoire Naturelle,
55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Dynamique de la population basque française de Pétrels tempête (*Hydrobates pelagicus*) de 1974 à 1979

(Résumé)

par Georges HEMERY

La population basque française de Pétrels tempête, estimée à plus de 100 couples reproducteurs en 1946, se reproduit sur deux îlots proches de Biarritz (Pyrénées-Atlantiques). Cette population a décru à un rythme moyen approximatif de 2 % par an pour atteindre 53 couples reproducteurs en 1973. De 1974 à 1977, l'effectif a augmenté rapidement à un taux moyen de 19 %, les taux annuels s'élevant jusqu'à 42 %. De 1977 à 1979, l'effectif a de nouveau diminué (42 couples). Ces variations importantes et rapides n'apparaissent pas liées directement à l'ampleur des tempêtes hivernales, ni à la forte contamination des oiseaux par divers polluants (PCB, DDT), ni même à l'intervention des observateurs.

De 1974 à 1979, le taux moyen d'éclosion a été estimé à 64 %, valeur très proche de celle observée sur la population britannique (62 %). La survie des poussins au nid apparaît par contre nettement plus forte (91 à 100 %) que dans les Iles britanniques (66 %). Globalement, la productivité moyenne annuelle par couple *reproducteur* est de 0,62 poussin à l'envol, valeur supérieure à celle de la population britannique (0,49).

La survie annuelle des adultes reproducteurs a été estimée simultanément d'après 142 contrôles effectués sur 85 individus bagués. Le traitement de ces captures-recaptures par le modèle multinomial de JOLLY SEBER montre que la survie annuelle des adultes doit probablement se situer dans l'intervalle 90 % - 95 %. Cela correspond peut-être à une mortalité annuelle plus faible que celle calculée pour la population britannique (10 % par an).

Le très petit nombre (3) de recaptures à l'état adulte d'oiseaux marqués poussins (total 95 en 6 saisons) ne permet pas encore d'estimer la survie des individus entre l'envol et l'âge de trois ans.

L'ensemble des estimations de ces paramètres démographiques a été introduit dans un modèle déterministe en temps direct de LESLIE. Le fonctionnement de la population a pu être simulé sous diverses

hypothèses de la survie des jeunes (classes 1 à 3 ans) et de la répartition de l'âge de la première reproduction. Il apparaît ainsi que dans l'hypothèse où tous les adultes vivants se reproduisent chaque année sur les colonies, les taux annuels de multiplication réellement observés sur la population reproductrice sont trop forts en période de croissance et trop faibles en période de décroissance. Une analyse détaillée des captures-recaptures multiples montre alors que la proportion estimée d'adultes se reproduisant deux années consécutives varie de 95 % (période de croissance de l'effectif reproducteur) à 20 % (période de décroissance). Cela signifie que, suivant les années, une fraction variable des adultes matures vivants ne se reproduit pas sur les colonies. L'effectif dénombré en reproduction ne représente donc qu'une partie de la population adulte.

Le déterminisme de l'importance de cette fraction d'oiseaux inemployés n'a pas encore été mis en évidence. L'hypothèse actuelle attribue un rôle prépondérant aux ressources alimentaires (plancton) en début de la saison de reproduction. Cependant, il apparaît dès maintenant une différence nette dans la stratégie démographique des populations basque française et britannique. Parmi la population basque, les adultes ne se reproduisent pas tous systématiquement chaque année, mais les couples qui se reproduisent le font avec un succès généralement élevé. Parmi la population britannique, la totalité des adultes semble se reproduire régulièrement chaque année ; le succès de cette reproduction systématique apparaît cependant moins élevé en moyenne et plus variable d'année en année.

Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (Muséum National d'Histoire Naturelle), 55, rue Buffon, 75005 Paris.

Dynamique d'une population de Hérons cendrés *Ardea cinerea* L.
Exemple de la plus grande colonie d'Europe : le lac de Grand-Lieu

par Loïc MARION

I. — INTRODUCTION

Après être longtemps restée à un niveau relativement bas, la population française de Hérons cendrés connaît depuis le début des années 1970 une augmentation régulière. En raison de l'importance numérique des colonies situées en Bretagne, qui représentaient en 1974 le tiers des effectifs nationaux (MARION 1980), l'évolution démographique du peuplement de cette région explique souvent à elle seule les fluctuations apparaissant dans les décomptes français de cette espèce. Cette dépendance est d'autant plus accentuée que l'essentiel des reproducteurs de Bretagne est regroupé dans une seule colonie, celle du lac de Grand Lieu.

Ces raisons justifient le choix que nous avons fait de prendre cette région comme témoin de la démographie du Héron cendré en France. Depuis 1976, nous avons entamé un programme de recherche agréé par le C.R.B.P.O dont le but est de recenser systématiquement chaque année toutes les héronnières de Bretagne, de suivre la production de jeunes et, par un baguage massif, de réunir les données nécessaires au calcul des taux de survie après l'émancipation de ceux-ci.

Nous avons déjà retracé l'évolution démographique des héronnières armoricaines depuis leur naissance jusqu'en 1979, en insistant sur les quatre dernières années (MARION 1979 *b*, 1980). Le rôle de la croissance temporelle des jeunes sur le taux de production des nichées a également été traité (MARION 1979 *a*). Les résultats plus globaux concernant la production des jeunes sont en cours de publication. La présente note examine une partie du quatrième volet de ce programme de dynamique de population en prenant comme exemple la colonie du lac de Grand Lieu, sur laquelle nous avions déjà publié quelques éléments démographiques (MARION 1976, MARION et MARION 1976). Plutôt que de se cantonner à la description des paramètres d'évolution démographique de cette colonie qui constitue la plus grande colonie connue de cette espèce, ce travail se présente comme une revue de quelques problèmes méthodologiques fondamentaux soulevés par les premiers résultats obtenus.

Nous tenterons ici de montrer le décalage important existant entre les simulations statistiques basées sur les taux de survie calculés d'après les reprises de bagues et les taux de croissance effectivement observés en réalité. Pour mener cette démonstration, nous avons dû examiner en détail les principales causes d'erreurs susceptibles d'expliquer l'inefficacité actuelle des méthodes statistiques dans le cas précis du Héron cendré. Le lecteur voudra bien excuser la complexité inévitable de cette démonstration, due en particulier au recours à de nombreuses hypothèses de travail tout au long de cette discussion.

L'étude de la dynamique des populations des autres régions françaises sur lesquelles on dispose de données suffisantes de baguage fera l'objet d'une publication ultérieure dans laquelle sera comparée l'efficacité reproductrice des colonies de ces différentes régions.

II. — MATERIEL ET METHODES

A. — Matériel

Les héronnières du lac de Grand-Lieu ont fait l'objet d'un baguage intensif des jeunes Hérons cendrés au nid, puisque 9 968 individus ont été marqués entre 1947 et 1977. Les premiers baguages ont été réalisés par Morio jusqu'en 1953, puis par une dizaine de bagueurs constituant l'équipe du Muséum de Nantes entre 1954 et 1966 (5 118 bagués au total). Nous avons repris les opérations de baguage sur ces héronnières en 1971 avec l'aide de P. Marion, et avons marqué jusqu'en 1978 5 428 jeunes. Nous n'avons pas tenu compte de l'année 1978 du fait du retour incomplet des bagues de cette cohorte récente.

Cet échantillon d'oiseaux bagués représente très approximativement 23 % des jeunes produits dans cette héronnière entre 1954 et 1966 et entre 1971 et 1977, en admettant un total cumulé de 14 500 couples reproducteurs et un nombre moyen de jeunes présents dans chaque nid lors du baguage de 2,97 (taux calculé sur 1 848 nichées âgées de 1 à 7 semaines, indépendamment du baguage entre 1971 et 1977). Cette proportion atteint même 33 % entre 1971 et 1977, c'est-à-dire qu'un oiseau adulte sur trois se trouve actuellement marqué (minimum de 9 % pour la cohorte 1975, maximum de 68 % pour la cohorte 1974), en admettant une émigration et une immigration nulles dans la population considérée. Cette proportion n'a à notre connaissance jamais été atteinte dans une population d'oiseaux sauvages de cette importance, mais la difficulté d'approche des Hérons et les caractéristiques des bagues rendent malheureusement tout contrôle visuel à distance impossible, ce qui en limite considérablement l'intérêt.

Ces opérations de baguage ont donné lieu à un total de 625 reprises d'oiseaux parvenues au Muséum de Paris, soit un taux global de reprise de 6,75 % (cf. tableau 1).

[illegible]	[illegible]	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	20-21	21-22	TOTAL des REPRISES
[illegible]															1			3
[illegible]	8	[illegible]																0
[illegible]						1												1
[illegible]		1																[illegible]
[illegible]	9	4	2			1	3	1	1	[illegible]						1		42
[illegible]		3	2		6	3		2	1									53
[illegible]		2	3	6	4	1	2	1	1								1	6
[illegible]		8	8	6	[illegible]			2	1				[illegible]					82
[illegible]			[illegible]															0
[illegible]		5	3	2	[illegible]		1											44
[illegible]		8	[illegible]	2		2												0
[illegible]	[illegible]	9	[illegible]	6					[illegible]									[illegible]
[illegible]	9	5			2													[illegible]
3						1		1										3
25	[illegible]																	[illegible]
[illegible]						1	1											2
[illegible]	4			1														5
[illegible]																		
[illegible]	4	2																6
[illegible]	4	1				1												17
[illegible]	[illegible]	7	2	1	2													36
[illegible]	[illegible]	6	[illegible]	[illegible]														4
[illegible]																		5
[illegible]	6	1																9
[illegible]																		[illegible]
[illegible]	4	70	62	31	19	14	0	10	6	2	0	1	1	0	[illegible]	1	1	625

TABLEAU 1. — Tableau récapitulatif des opérations de baguage effectuées au lac de Grand Lieu entre 1947 et 1977, et des reprises de bagues classées en fonction du temps (0 à 22 ans).

B. — MÉTHODES

1. *Estimation des taux de survie*

L'effectif des oiseaux repris représente un échantillon de la population totale étudiée. En analysant le nombre de reprises en fonction de l'âge des oiseaux, de l'année ou des mois considérés, on peut avoir une estimation du rythme de disparition des oiseaux de la population totale, en partant de l'hypothèse que l'échantillon d'oiseaux repris est représentatif du reste de la population.

Les méthodes d'estimation de survie à partir d'oiseaux bagués sont nombreuses (cf. revue critique effectuée par SEBER 1972), et peuvent se regrouper en deux catégories. Les premières font appel à des notions statistiques simples et se présentent sous la forme de tableaux de survie. Nous les appellerons « tables de survie classiques ». Très largement utilisées dans la littérature, elles se basent sur les oiseaux morts et sur l'extinction totale des cohortes. Les secondes, plus performantes, font appel à des notions de probabilité et se basent sur les oiseaux survivants, tenant compte en particulier des oiseaux bagués susceptibles d'être encore vivants à l'issue de la période de reprise. Leurs calculs sont complexes et nécessitent le recours à l'ordinateur, mais ces méthodes fournissent en général des résultats plus précis que les méthodes classiques.

Malgré la précision des méthodes ne permettant pas de descendre au niveau de la décimale, nous avons conservé deux décimales afin d'éviter les écarts trop importants dans les calculs de simulation ultérieurs

La majorité des jeunes Herons cendrés naissant aux mois d'avril et de mai, les opérations de baguage ont essentiellement lieu en mai. De ce fait, nous avons cree une année s'échelonnant du 1er mai au 30 avril suivant. Seuls les jeunes oiseaux etant bagués, faute de moyens de capture pour les adultes, il est ainsi possible de connaître l'âge de tous les oiseaux au moment de leur reprise.

a) *Taux de survie annuels* (« *time dependent* »).

Ils sont calculés suivant la methode de HICKEY (1952), qui ne tient pas compte des nombres d'oiseaux bagués. Seules les reprises, classées par annee, entrent en considération (cf. tableau 6). Par exemple, la cohorte 1954-55 a donné lieu a 29 reprises en 1954 55, 4 en 1955 56, 2 en 1956-57, etc. Pour chacune des années (colonnes), il est possible de calculer le nombre total de reprises : par exemple, 29 en 1954-55, 40 en 1955 56, 45 en 1956 57, etc. D'autre part, la cohorte 1955 56, par exemple, a fourni un total de 53 reprises etalees sur 9 ans. On considère que ces oiseaux représentent la totalité des oiseaux vivants au depart lors de l'envol de la nichée, et soumis aux facteurs de mortalité. En 1955-56, il y a eu 36 reprises : il ne restait donc que 53 — 36 = 17 oiseaux en debut de l'année 1956-57. En procedant de même pour toutes les annees, on obtient le nombre total d'oiseaux vivants en début de chaque annee. Le taux de mortalité annuel est donné par le rapport :

$$\frac{\text{nombre de hérons morts pendant l'année considérée}}{\text{nombre de hérons vivants au début de cette même année}} = \frac{40}{66} = 61\ \%$$

pour l'année 1954 55. Pour l'année 1956-57 : 46/87 — 52 %, etc.

Nous verrons plus loin les modifications que nous avons apportées à ce mode de calcul de façon à séparer les immatures des adultes et éviter une imprécision importante inhérente à cette méthode.

b) *Taux de survie mensuels* (« *time dependent* »).

Les tables de survie mensuelles n'existant pas, nous avons calculé les taux de mortalité en regroupant sur une année fictive l'ensemble des reprises, selon les mois, pour les immatures d'un côté et les adultes (1) de l'autre (cf. tableau 2). On considère, pour les immatures, que la totalité des reprises immatures et adultes (622) (2), de l'ensemble de la période étudiée (annees de baguage 1947 a 1977) représente l'effectif total théorique des oiseaux à l'envol au mois de mai. Le taux de mortalité du mois de mai est obtenu en faisant le rapport du *nombre de reprises obtenues* (n = 3) sur le *nombre de reprises disponibles* (n = 622). On procède de même pour chacun des mois suivants. A la fin du mois d'avril, il ne reste plus que les reprises d'adultes disponibles. La somme

(1) Les jeunes Hérons cendrés gardent leur livrée d'immatures pendant près de deux années (maturité sexuelle). Dans ce travail, nous avons nommé *immatures* les oiseaux repris moins de 12 mois après la date de leur baguage et *adultes* ceux repris après cet intervalle.

(2) 3 reprises, ne mentionnant pas le mois, n'ont pu être retenues dans ce calcul.

le ces mortalités mensuelles d'immatures représente une mortalité globale de 68 %.

Mois	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A		
Nombre de reprises disponibles	622	619	615	534	473	389	329	295	267	241	226	209		IMMATURES
Nombre de reprises effectuées	3	4	81	6	84	60	34	28	26	15	7	3	= [illegible]	
% de mortalité	0,48	0,66	13,17	11,42	17,76	15,42	10,33	9,49	9,74	6,22	7,52	1,44		
Nombre de reprises disponibles	686	6[illegible]4	663	645	633	61[illegible]	583	569	534	5[illegible]6	511	489		ADULTES
Nombre de reprises effectuées	12	11	18	12	22	28	20	29	18	5	22	9	= 206	
% de mortalité	1,75	1,63	2,71	1,86	3,48	4,58	3,43	5,15	3,37	0,97	4,31	1,84		

TABLEAU 2. — Table des taux mensuels de mortalité des Hérons cendrés du lac de Grand Lieu entre 1947 et 1977.

Les mortalités mensuelles d'adultes sont obtenues selon le même principe mais, à la différence du tableau 6, les reprises d'adultes concernent plusieurs classes d'âge. On ramène ces classes à une seule (1 an) en considérant que la totalité des reprises opérées représente une mortalité annuelle d'adultes de 30 % (valeur constante obtenue par les méthodes « age-dependent » décrites plus loin). L'effectif théorique d'oiseaux vivants (« disponibles ») au 1er mai est donc : 206 reprises × 100/30 = 686.

c) *Taux de survie par classes d'âge (« age-dependent »).*

Nous avons utilisé deux méthodes d'estimation au maximum de vraisemblance, l'une généralisée par LEBRETON (1977) à partir de la méthode de CORMACK (*in* FORDHAM 1970), l'autre due à LEBRETON (1977, 1978) et intermédiaire entre celle de HALDANE (1953) et celle de SEBER (1971). La méthode de CORMACK utilise trois paramètres : le taux de reprise r, un taux de survie en première année p, et une survie annuelle ultérieure constante q ; celle de LEBRETON n'utilise que les deux derniers. Ces méthodes se basent sur l'hypothèse d'un taux de reprise constant. On se reportera aux travaux cités pour leur description mathématique précise.

2. *Analyse du lieu géographique des reprises et des causes de ces reprises*

Cette analyse a été effectuée en dépouillant les bordereaux de baguage du fichier du C.R.B.P.O. pour la période prise en compte dans les tables de survie.

3. *Modelisation de la dynamique de population du Heron cendré au lac de Grand-Lieu*

Afin de tester les differents paramètres de la dynamique de la population de Hérons cendres etudiee, nous avons utilisé un modèle mathematique elaboré par LEBRETON (1974, 1976, 1978) à partir du modèle matriciel de LESLIE (1945). Ce modele probabiliste analyse le devenir intersaisonnier de la population concernée, en utilisant les effectifs répartis en classes d'âge discontinues, pour fournir un *taux de multiplication* λ des effectifs reproducteurs. Ce « processus de ramification multitype a taux aleatoires » utilise dans notre cas 6 parametres : le nombre de couples au départ, la proportion des classes de reproducteurs, la production d'œufs, le succes d'elevage des jeunes, les taux de survie annuels après l'émancipation, l'échange de populations. Nous n'avons pas utilise les parametres n'ayant que tres peu d'influence sur le resultat final et qui auraient inutilement alourdi le modèle.

Le cycle annuel du Héron cendré au lac de Grand Lieu peut se resumer comme suit : les premiers oiseaux reproducteurs reviennent à l'emplacement des colonies à partir du mois de février, les derniers arrivant jusqu'en mai, et reoccupent les anciens nids ou en construisent de nouveaux dès le mois de mars. La ponte a surtout lieu en mars et avril (3,49 œufs par nid en moyenne, MARION à paraître), et la couvaison dure un mois. L'elevage des jeunes est assuré par les deux conjoints et dure deux mois. Les premiers jeunes quittent la colonie début mai puis massivement début juin les derniers en juillet (quelques retardataires en août). Le couple se désintègre aussitôt apres, et jeunes et adultes entament alors une période d'erratisme pendant laquelle les seconds muent. Les colonies sont complètement désertées jusqu'à la saison reproductive suivante. En automne, l'erratisme tend à faire place à une véritable migration, certains oiseaux allant jusqu'au Sénégal (MARION et MARION 1976). La migration de retour se produit de février à fin mars en majorité.

III. — RESULTATS

A. — TAUX DE SURVIE PAR CLASSE D'AGE

1. *Période globale* 1947-1977

L'analyse du tableau global de reprises effectuées entre 1947 et 1977 (cf. tableau 1) permet d'obtenir les résultats suivants :

— Méthode de LEBRETON (cf. tableau 3) :

taux de survie annuelle en première annee : $p = 35,00\ \% \pm 3,87\ \%$

taux de survie annuelle ultérieure : $q = 69,29\ \% \pm 3,88\ \%$

Nombre de paramètres de survie / périodes	$=p1^t$	$=p'1,p2^{t-1}$	$=p'1,p'2,p3^{t-1}$	$=p'1,p'2,p'3,p4^{t-1}$
1947-57 t = 15	p1 = 0,5466 -2l = 774,202	p'1 = 0,3365 p2 = 0,7377 -2l = 684,780	p'1 = 0,3361 p'2 = 0,7560 p3 = 0,7286 -2l = 684,549	p'1 = 0,3354 p'2 = 0,7552 p'3 = 0,7684 p4 = 0,7072 -2l = 683,712
1958-66 t = 15	p1 = 0,5075 -2l = 658,366	p'1 = 0,3594 p2 = 0,6608 -2l = 614,200	p'1 = 0,3556 p'2 = 0,6400 p3 = 0,6733 -2l = 613,940	p'1 = 0,3559 p'2 = 0,6404 p'3 = 0,6444 p4 = 0,69[illegible]2 -2l = 613,607
1971-77 t = 7	p1 = 0,3844 -2l = 224,015	p'1 = 0,3503 p2 = 0,6160 -2l = 215,183	p'1 = 0,3545 p'2 = 0,6179 p3 = 0,6369 -2l = 215,[illegible]65	p'1 = 0,3266 p'2 = 0,5674 p'3 = 0,6049 p4 = 0,3756 -2l = 2[illegible]4,192
1947-77 t = 15	p1 = 0,5150 -2l = 1666,872	p'1 = 0,3500 p2 = 0,6939 -2l = 1519,795 χ^2 5,63	p'1 = 0,3501 p'2 = 0,6859 p3 = 0,6968 -2l = 1519,718	p'1 = 0,3501 p'2 = 0,6859 p'3 = 0,7117 p4 = 0,6887 -2l = 1519,480

TABLEAU 3. - Estimations des taux de survie obtenues par la méthode de LEBRETON.

Le tableau présente les estimations calculées en prenant successivement de 1 à 4 paramètres (p1, p2, p3, p4). p1 totalise la survie de toutes les classes d'âge confondues, pour la colonne p1', et la survie de la classe d'âge 0-1 an seulement pour les trois colonnes suivantes du tableau (p'1) ; p2 totalise la survie des oiseaux de 2 ans et plus pour la colonne 2 du tableau, et de ceux de 2 ans seulement pour les colonnes suivantes (p'2), p3 totalise la survie des oiseaux de 3 ans et plus pour la colonne 3, et de ceux de 3 ans seulement pour la colonne suivante (p'3), p4 totalise la survie des oiseaux de 4 ans et plus. t = nombre maximal d'années analysées pour chaque cohorte de la période considérée, 2l = paramètre de précision des résultats : le χ^2 d'un compartiment du tableau est obtenu en retranchant de la valeur indiquée celle du compartiment supérieur correspondant à la période servant de comparaison.

— Méthode de CORMACK (cf. tableau 4) :
taux de reprise $r = 6,75$ %
taux de survie annuelle en première année : $p = 39,74\ \% \pm 4,11\ \%$
taux de survie annuelle ultérieure : $q = 72,93\ \% \pm 4,11\ \%$

Les taux de survie calculés par les deux méthodes ne montrent aucune différence significative entre la seconde année et l'ensemble des années suivantes (taux constant de survie au-delà de la première année).

Ces résultats confirment ceux que nous avions précédemment obtenus pour les cohortes 1954 à 1962 (MARION et MARION 1976) en utilisant une table de survie mixte (BELLROSE et CHASE 1950). Cette analyse, reprenant la plus grande partie des reprises du tableau 1 pour les cohortes considérées (441 reprises sur 460, le fichier du Muséum de Nantes nous étant apparu incomplet par la suite), fournit ainsi une mortalité globale très voisine (49,50 %) de celle obtenue par les méthodes utilisées dans ce travail (45,31 % pour celle de CORMACK, 48,5 % pour celle de LEBRETON).

Nombre de paramètres de survie / Périodes	$= p1^{t}$	$= p'1, p2^{t-1}$	$= p'1, p'2, p3^{t-1}$	$= p'1, p'2, p'3, p4^{t-1}$
1947-57 t = [illegible]	r = 0,[illegible]85 p1 = 0,5466 -2L = 2388,153	r = 0,[illegible]090 p'1 = 0,3365 p2 = 0,7377 -2L = 2298,713	r = 0,[illegible]090 p'1 = 0,3361 [illegible] = 0,[illegible] p3 = 0,728[illegible] [illegible] = [illegible]98,[illegible]8	r = 0,[illegible]088 p'1 = 0,3354 p'2 = 0,7552 [illegible] = 0,[illegible] [illegible] [illegible]
1958-66 t = [illegible]	r = [illegible] p = 0,5[illegible]75 [illegible] = 2[illegible], 2[illegible]	r = 0,[illegible] p' = 0,[illegible] p2 = 0,6669 2L = 2[illegible]8,045	r = 0,08[illegible] [illegible] p = 0,[illegible] p3 = 0,[illegible] 2L = 2[illegible]7,783	r = [illegible] p' = 0,[illegible] p'2 = 0,[illegible]5 p'3 = [illegible] p4 = [illegible] [illegible],447
1971-77 t = 7	r = 0,[illegible] p = [illegible] 2L = 1407,18	r = 0,0326 [illegible] = 0,3989 p2 = [illegible],6639 2L = 1394,093	r = 0,[illegible]8 p' = 0,4[illegible]8 p'2 = 0,[illegible]5 p3 = 0,6[illegible]76 -2L = 1[illegible]9[illegible],[illegible]86	r = 0,[illegible]08 p'1 = [illegible]8 p'2 = 0,6084 p'3 = 0,[illegible] p4 = 0,[illegible]245 2L = [illegible]4[illegible],239
1947-77 t = 5	r = 0,0675 p1 = 0,5469 2L = 62[illegible]6,3[illegible]	r = 0,[illegible]65 p'1 = 0,[illegible] p2 = 0,[illegible]493 -2L = 6[illegible]08,[illegible]7	r = 0,0675 p'1 = 0,3975 p'2 = 0,7250 p = 0,73[illegible]2 -2L = 6[illegible]08,[illegible]57	r = 0,06[illegible]5 p'1 = 0,[illegible]473 p'2 = 0,7747 p'3 = 0,[illegible]6 p4 = 0,72[illegible] 2L = 6107,870
		χ^2 [illegible]		

TABLEAU 4. — Estimations des taux de survie obtenues par la méthode de CORMACK. Cf. légende du tableau précédent. r = taux de reprise des bagues.

La mortalité par classes d'âge est, de même, identique : 66,0 % en première année et 30,9 % en moyenne pour les cinq années suivantes.

Le Héron cendré apparaît ainsi comme une espèce à forte mortalité, celle-ci s'exerçant d'une manière considérable chez les jeunes oiseaux. Cette différence selon l'âge semble pouvoir être imputée à l'inexpérience des jeunes face aux conditions générales du milieu (efficacité du nourrissage et surtout méfiance vis à vis de l'Homme) et au long apprentissage qu'elle nécessite, ce d'autant que les jeunes sont livrés à eux-mêmes dès l'envol du nid, ce qui est assez inhabituel chez les super-prédateurs. Ce handicap se vérifie d'ailleurs par l'observation directe, en particulier pour ce qui est de la distance de fuite des immatures devant l'Homme pendant les premiers mois suivant l'émancipation. L'écart de survie entre les deux âges est par ailleurs nettement plus fort que celui observé chez d'autres espèces d'oiseaux de taille importante. A titre d'exemple, le rapport entre ces deux valeurs n'atteint chez la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* que 1,7 (d'après LEBRETON 1978), et chez la Sarcelle d'hiver *Anas crecca* 1,4 seulement (d'après TAMISIER 1972).

Cette mortalité très élevée, compensée par une production relativement forte de jeunes (2,60 jeunes à l'envol par couples à Grand-Lieu cf. *infra*) entraîne un renouvellement rapide des individus d'une population donnée. La courbe de survie établie en prenant les valeurs $p = 35,00$ % et $q = 70,00$ % (cf. *infra*, fig. 5) montre qu'une cohorte est pratiquement anéantie au bout de 6 ou 7 ans. L'âge moyen des hérons

repris (1,5 années) contraste ainsi fortement avec l'âge potentiel de cette espèce dans la nature : 24,5 ans pour un oiseau bagué en Prusse (VIHL 1956), 20 et 21 ans pour deux oiseaux de Grand-Lieu (cf. tableau 1), traduisant l'ampleur de la pression exercée par le milieu (et la chasse) sur la survie.

2. *Evolution du taux de survie au cours de la période étudiée*

Les taux de survie obtenus précédemment étant des valeurs globales portant sur une trentaine d'années, nous avons comparé dans un deuxième temps leur possible évolution au cours de cette période en partageant notre échantillon en trois sous-tableaux délimitant trois périodes de durées relativement proches (1947-1957, 1958-1966, 1971-1977, et comprenant pour les deux premières un effectif de reprises voisin (255 et 234). Ces sous-tableaux ont été analysés selon les méthodes de LEBRETON et de CORMACK (cf tableaux 3 et 4). Les taux de survie obtenus étant également constants au-delà de la première année, nous avons utilisé les deux paramètres p et q employés pour la période globale.

La méthode de LEBRETON fournit un taux de survie identique pour les immatures (p) au cours des trois périodes considérées, mais celui des adultes (q) décroît progressivement (73,8 % — 66,1 % 61,6 %). Cette baisse n'est cependant pas statistiquement significative (χ^2 5,63), bien que ce manque de signification puisse simplement résulter d'un nombre de reprises trop faible ne permettant pas de prouver une baisse réelle de survie.

La méthode de CORMACK, faisant intervenir le taux de reprise, fournit des résultats relativement différents (cf. tableau 4). La survie des immatures croît au cours des trois périodes (33,65 à 39,89 %), tandis que celle des adultes décroît entre les deux premières et reste stable ensuite (73,77 à 66,39 %). Ces différences obtenues entre les trois périodes sont statistiquement hautement significatives (χ^2 - 197,34)

En fait, la méthode de CORMACK se différenciant essentiellement de celle de LEBRETON par l'intervention du taux de reprise, ce test de rapport de vraisemblance semble traduire directement une variation significative de celui-ci, qui passe de 10,90 % à 3,26 %. Les deux méthodes employées se basant sur l'hypothèse d'un taux constant de reprise, les taux de survie obtenus semblent donc directement biaisés par cette variation, ce qui constitue un handicap pour l'emploi de ces méthodes dans le cas d'une variation importante du taux de reprise dans la population étudiée, ce qui est notre cas ici.

D'autre part, on constate un mauvais ajustement des tableaux de reprises avec les tableaux théoriques calculés à partir des taux de survie obtenus. Le tableau 5 représente une telle comparaison pour une partie des données de la colonie du lac de Grand Lieu. Il apparaît que certaines années, comme 1956-57 et 1957 58, ont un taux de reprise de bagues inférieur à celui correspondant aux survies p = 0,35 et q = 0,70, c'est-à-dire un taux de survie plus élevé, alors que d'autres années, comme 1959-60 et 1960-61, ont un taux de survie nettement inférieur à la moyenne.

Classes d âge / Cohortes	0 1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6 7	7-8	8 9
1954-55	26 *24,8*	4 *4,0*	2 *2,6*	0 *1,9*	0 *1,4*	[illegible] *0,9*	3 *0,7*	1 *0,4*	1
1955 56	36 *33,9*	3 *5,5*	2 *3,3*	0 *2,7*	5 *1,9*	3 *1,3*	0 *0,9*	2 *0,6*	*0,[illegible]*
1956-57	32 *34,0*	2 *5,5*	3 *3,8*	6 *2,7*	4 *1,8*	1 *1,3*	2 *0,9*	*0,6*	1 *0,5*
1957-58	54 *54,3*	8 *8,8*	8 *6,2*	6 *4,3*	2 *3,0*	1 *2,0*	0 *1,4*	2 *1,0*	1 –
1958-59	13 *13,1*	3 *[illegible],1*	2 *1,5*	[illegible] *1,0*	0 *0,7*	0 *[illegible],5*	1	0 –	0 –
1959-60	32 *28,9*	5 *4,7*	3 *3,3*	2 *2,3*	1 *1,6*	0 *1,1*	1 –	0	0 –
1960-61	36 *38,3*	8 *6,2*	6 *4,3*	2 *[illegible]*	0 *[illegible],1*	3 *1,5*	1 *1,1*	1 –	0 –
1961-62	42 *42,5*	9 *6,9*	[illegible] *4,8*	5 *3,3*	1 *2,3*	1 *1,6*	2 *1,1*	0	0 –
1962-63	9 *20,1*	5 *3,3*	3 *2,3*	0 *1,6*	2 *1,1*	0 *0,7*	0 *0,5*	1 –	0

TABLEAU 5. — Comparaison des reprises effectuées avec les reprises théoriques (italique) correspondant aux paramètres de survie $p = 0,35$ et $q = 0,70$.

B. — Taux de survie par année

Ces variations annuelles du taux de survie peuvent être analysées à l'aide de méthodes « time dependent » faisant ressortir comme paramètres principaux le taux de reprise et le taux de survie annuels. Malheureusement, l'emploi de méthodes à maximum de vraisemblance implique un trop grand nombre de paramètres (classes d'âge × nombre d'années) conduisant à un nombre trop réduit de reprises par paramètre, ce qui interdit toute signification statistique pour des effectifs moyens ou faibles. North (1978), plutôt que d'utiliser un seul paramètre annuel (taux de reprise), propose une méthode permettant d'éviter ce handicap en liant le taux de survie annuel en première année à deux paramètres constants, dont l'un dépend de la température hivernale (facteur connu) et représente le rôle joué par l'environnement. Nous n'avons pu personnellement utiliser cette méthode encore inédite, mais les remarques que nous ferons ultérieurement (cf. *infra*) sur les différences importantes existant à nos yeux entre les populations anglaises et françaises de Herons cendrés vis-à-vis du facteur climatique diminuent fortement l'intérêt d'une telle méthode pour cette espèce en France.

Les comparaisons effectuées plus haut entre les taux de survie obtenus selon les méthodes à maximum de vraisemblance et les tables de survie classiques n'ayant montré aucune différence notable en ce qui concerne notre échantillon pour la période antérieure à 1971, nous présenterons ici à titre d'exemple et en vue de fournir quelques éléments de comparaison et de discussion, les résultats fournis par la table de survie dynamique de Hickey (1952) calculés sur les reprises de la

population de Grand Lieu, résultats qui devront être vérifiés par d'autres méthodes plus précises.

Cette méthode se basant sur les reprises d'oiseaux morts, jusqu'à l'extinction complete de chaque cohorte, nous avons dû éliminer les cohortes possédant trop peu de données (années antérieures à 1954, et 1963 à 1966), et celles n'étant pas encore arrivées à extinction en 1977 (années postérieures à 1970). Nous avons arrêté le tableau à l'année 1969-70, tout en tenant compte des quelques reprises survenues jusqu'en 1977-78 pour les cohortes antérieures (cf. tableau 6).

Année / Cohortes	54-55	55-56	56-57	57-58	58-59	59-60	60-61	61-62	62-63	63-64	64-65	65-66	66-67	67-68	68-69	69-70	(70-77)	TOTAL
54-55	29	4	2			1	3	1	5								1	42
55-56		36	9	2		6	8		2	1								53
56-57			40	2	3	6	4	1	2	1	1						1	61
57-58				53	8	6	6	2	1		2	1				1		82
58-59					13	3	2	1			1							20
59-60						32	5	2	2	1		1						44
60-61							37	8	7	2		2		1		1		58
61-62								43	9	4	6	1	1	2		2	2	70
62-63									19	5	3		2			1		38
Total morts im	29	36	40	53	13	32	37	63	19	–	–	–	–	–	–	–	–	302 } 460
ad	–	4	5	4	11	24	33	26	24	24	13	5	3	3	0	5	4	158
54-55	42	13	9	7	7	7	6	3	2	1	1	1	1	1	1	1	5	108
55-56		53	17	14	12	12	6	3	3	1	0							121
56-57			61	2[illegible]	19	16	10	6	5	3	2	1	1	1	1	1	0	156
57-58				82	29	21	13	7	5	4	4	2	1	1	1	1		171
58-59					20	7	4	2	1	1	1	0						36
59-60						44	12	7	4	2	1	1	0					71
60-61							38	2	13	6	4	4	2	2	1	1	0	112
61-62								70	27	18	14	8	7	6	4	4	4	162
62-63									30	11	6	3	3	1	1	1	0	56
Total vivants im	42	53	61	82	20	44	58	70	30	–	–	–	–	–	–	–	–	460 } 993
ad	–	13	26	42	6[illegible]	63	51	49	66	47	33	20	15	12	9	9	17	533
im %	69,05	67,92	65,57	64,63	65,00	72,73	63,79	61,43	63,33	–	–	–	–	–	–	–	–	65,65
ad %	–	30,77	19,23	9,52	18,03	38,10	45,10	32,65	40,00	29,78	39,39	25,00	20,00	25,00	–	–	–	29,64
im+ad %	(69,05	60,61	51,72	45,97	27,59	52,34	55,05	49,58	47,78	29,79	39,39	25,00	20,00	25,00)	–	–	–	46,62
% im	100,00	90,00	88,89	92,98	54,17	58, 9	61,67	72,88	44,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	–	–	–	

TABLEAU 6. — Table de survie de HICKEY, modifiée dans ce travail pour séparer les taux de mortalité des oiseaux immatures (im %) de ceux des oiseaux adultes (ad %). La ligne « im + ad % » indique à titre indicatif ces taux sans la précédente distinction par classes d'âge. La dernière ligne (% im) indique la proportion d'immatures dans le lot de reprises analysé chaque année.

Si le taux global moyen de mortalité obtenu (46,6 %), rejoignant ceux calculés par les méthodes utilisées précédemment, peut être pour l'instant considéré comme très proche de la réalité, les taux annuels présentés par la méthode de HICKEY nous apparaissent cependant fortement biaisés, pour la simple raison que l'échantillon de bagues représentant chacune de ces années possède un âge-ratio différent et non conforme à l'estimation de l'âge-ratio réel, ce dernier étant de 56,5 % de jeunes dans la population à l'envol des nichées pour un taux de

production de 2,60 jeunes par nid. Cette variation est due à la présentation même du tableau, qui n'analyse que les immatures pour la première année de la période considérée et, inversement, uniquement les adultes à partir de l'année suivant la dernière saison de baguage. La proportion des immatures dans l'échantillon annuel de reprise varie donc de 100 % à 0 %, d'où un taux moyen annuel de mortalité ne représentant jamais la même notion. Cette critique fondamentale de cette table de survie peut être éliminée en modifiant le mode de calcul de manière à séparer les deux classes d'âge (cf. tableau 6). Nous avons ainsi déduit les mortalités annuelles d'*immatures* en calculant le pourcentage représenté par le nombre de reprises de cette classe d'âge sur l'effectif total de reprises (im + ad) de chaque *cohorte annuelle*, et celle des *adultes* en calculant le pourcentage représenté par le nombre de reprises d'adultes pour chaque année (colonne) sur l'effectif total de reprises d'adultes disponibles pour l'année considérée. Ce dernier critère représente l'ensemble des reprises adultes des cohortes antérieures à l'année considérée, à partir de cette dernière jusqu'à l'extinction des dites cohortes.

La figure 1 représente l'estimation des différents taux annuels de mortalité obtenus pour les deux classes d'âge retenues. Ces résultats permettent d'avancer les points suivants :

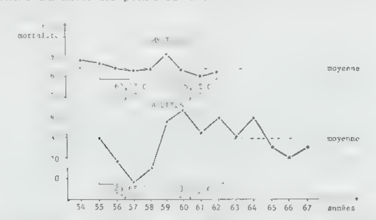


Fig. 1. — Estimations des taux de mortalité obtenues par la méthode de HICKEY modifiée. Les chiffres indiquent les taux moyens de mortalité calculés sur deux périodes de quatre ans (1955-58 et 1959-62) selon la méthode de CORMACK (C) et selon la méthode de HICKEY (*H*).

La mortalité des immatures semble subir de très faibles variations selon les années (15,5 % d'amplitude), contrairement aux adultes (78,9 % d'amplitude). En comparant les effectifs de reprises d'immatures de 1954-55 à 1962-63 avec les effectifs théoriques correspondant au taux moyen de mortalité de 65,65 % (cf. tableau 7), on n'observe aucune différence statistiquement significative dans les reprises annuelles de bagues ($\chi^2 = 0,71$ pour $\nu = 6$), les autres années ne variant globalement pas d'une manière significative, malgré la présence de 1964

ANNÉES	54 5[illegible]	5[illegible] [illegible]	5[illegible] 5	5[illegible] [illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible] 6	[illegible] 6	[illegible] 6	[illegible]	[illegible]	6[illegible]	66-67	67-68	TOTAL
[illegible]															
reprises réel.	29	36	40	53	13	32	37	[illegible]							302
théorique 65,65%	[illegible]	34,74	40,05	53,83	13,13	28,89	38,08	[illegible]	9 [illegible]						302
X^2		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]		[illegible]							[illegible]
adultes															
reprises réel.		4	5	4	11	23	23	6	[illegible]	14	13	5	3	3	48
théorique 29,65%		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	13,94	9,78	5,93	4,45	3,56	47 7
X^2		0,006	0,952 +	5,735 +	3,960 +	0,998 +	[illegible] 06 +	0,149 +	2,[illegible]67 +	0,000	1,060	0,146	0,472	0,088	[illegible]

TABLEAU 7. — Comparaison des significations statistiques des fluctuations du nombre de reprises de bagues observées pour les deux classes d'âge retenues (immatures et adultes).

La faible mortalité des adultes pendant les années 1956-57 à 1958-59 contraste fortement avec la forte mortalité des années 1959-60 à 1964-65.

Les différentes années n'ont pas la même influence sur la mortalité des deux classes d'âge (aucune corrélation des mortalités annuelles).

— L'évolution de la mortalité des deux classes d'âge au cours de la période étudiée confirme totalement les valeurs obtenues selon la méthode de CORMACK (1970), en regroupant les cohortes en deux groupes, l'un allant de 1954-55 à 1958-59, l'autre de 1959-60 à 1962-63. Le léger écart dans la mortalité adulte entre les deux méthodes, pour la première période, semble être dû au fait que notre calcul présente une moyenne des taux annuels de mortalité des *années* considérées, alors que la méthode de CORMACK présente un taux moyen de mortalité des *cohortes* apparues dans cette période, c'est-à-dire qu'elle englobe la mortalité des adultes, nés entre 1954-55 et 1958-59, jusqu'à l'extinction de ces cohortes, d'où un chevauchement sur la période suivante pour les reprises dépassant 1958.

Les taux de mortalité d'adultes confirment les années de faibles taux de reprise (1956-57 et 1957-57) et celles de forts taux de reprises (1959-60 et 1960-61) décelées dans le tableau 6, et responsables des écarts signalés plus haut entre les tableaux de reprises réels et ceux théoriques calculés selon les paramètres $p = 0,35$ et $q = 0,70$.

C. — Taux de survie mensuels

Le calcul de la mortalité selon les mois fait apparaître de grandes variations en cours d'année tant pour les immatures que pour les adultes, mais à un niveau et à des moments très différents selon les deux stades d'âge (cf. fig. 2).

Ainsi, compte tenu de l'envol des nichées se produisant surtout en juin, les pertes de jeunes débutent essentiellement en juillet, puis diminuent très légèrement en août pour reprendre massivement en septembre, le mois le plus difficile pour les jeunes Hérons (18 % de perte). La mortalité baisse ensuite progressivement pour atteindre un niveau égal à celle

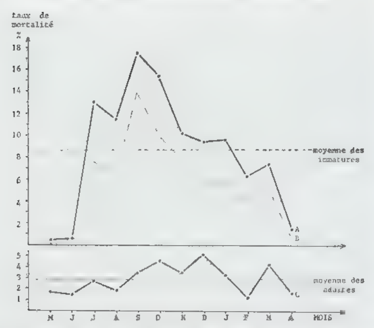


Fig. 2. — Evolution des taux de mortalité des Hérons cendrés du lac de Grand-Lieu selon les mois. Courbe A = immatures, courbe C = adultes. La courbe B représente la part tenue par les bagues dues à la chasse dans l'échantillonnage des immatures.

des adultes dès le mois d'avril. Il apparaît donc que les jeunes oiseaux meurent en majorité dans les 4 mois suivant l'envol, près de la moitié des individus (47 %) disparaissant entre juillet et octobre. L'hiver proprement dit (décembre à mars) ne voit disparaître que moins d'un tiers (29 %) des jeunes produits chaque année, ce taux tombant à 21,5 % pour le premier trimestre de l'année civile (J.F.M.).

L'allure de la courbe de mortalité des adultes montre une tout autre évolution. Les pertes croissent progressivement à partir de la fin de la saison de reproduction (juillet) pour culminer en décembre, puis décroissent ensuite pour atteindre un minimum pendant l'incubation (avril) et l'élevage des jeunes (mai et juin), après avoir marqué une sensible recrudescence lors du retour des oiseaux sur la colonie et la ponte des œufs (mars). L'automne (O.N.D.) et le mois de mars constituent donc les saisons critiques pour la population adulte.

Les deux courbes présentent néanmoins quelques similitudes de tendance au niveau des mois d'août, de février et d'avril pour les baisses, et de mars pour les hausses.

Les taux de mortalité d'adultes permettent d'avoir une idée de l'impact de ce facteur sur l'abandon des nids. Entre le mois de mars et celui de juin, environ 9 % des adultes meurent. Cette mortalité ne

concerne cependant pas uniquement des nicheurs, puisqu'elle s'exerce sur des oiseaux encore en migration ou ne se reproduisant pas. Si l'on considère que les reprises d'adultes en Loire-Atlantique et en Vendée concernent pendant cette période des individus reproducteurs de la colonie de Grand Lieu (aire de chasse habituelle, cf. MARION 1979 *b*), on peut estimer, par un premier examen des lieux de reprise, leur nombre à 40 % du total des reprises opérées pendant ces quatre mois. La mortalité en cours de reproduction ne toucherait donc approximativement que 3,6 % des nicheurs. En fait, l'abandon du nid se produit dès qu'un des conjoints au moins disparaît, mais cela uniquement pendant l'incubation et la période de garde des jeunes au nid, soit environ pendant la moitié du cycle de reproduction. Au-delà, l'oiseau survivant continue à assurer seul l'élevage de la nichée (cf. MARION 1979 *a*). La probabilité de disparition des deux oiseaux pendant cette seconde période étant insignifiante ($p = 0{,}0003$), les risques d'abandon se limitent donc à la première période, soit $p = 0{,}036/2 = 0{,}018$. L'impact de la mortalité des reproducteurs sur l'abandon des nids est donc très faible.

D. — CAUSES DE MORTALITÉ

Les causes réelles de mortalité du Héron cendré après son émancipation sont difficiles à observer directement. Cependant, les bordereaux de reprise de bagues constituent un « sondage » intéressant, bien que l'informateur n'ait le plus souvent pas assisté à la mort de l'oiseau et se soit contenté en conséquence de décrire les conditions de découverte de l'oiseau mort ou capturé. Ces bordereaux mentionnent ainsi, pour les reprises concernant Grand Lieu, 6 causes de reprise : oiseaux « tués par chasse », « trouvés morts », « trouvés blessés », « capturés » (relâchés ou non), « trouvés fatigués ou épuisés », « électrocutés », « pris dans un piège à poteau ». Ces conditions de reprises peuvent être regroupées selon les causes réelles de mortalité suivantes : l'*action directe de l'Homme* : chasse, engins de capture ; la *mortalité naturelle* : prédation, maladies, famine, épuisement, accidents (electrocution, ailes brisées sur des clôtures, etc.). Cette liste n'est pas exhaustive, comme en témoigne le cas anecdotique de cet adulte mort étouffé dans la colonie de Grand-Lieu, le cou coincé sous une branche pourrie sur laquelle l'oiseau avait voulu se poser.

Les conditions de reprises ne reflètent cependant pas exactement les causes de mortalité. Ainsi, un oiseau trouvé mort peut avoir été victime d'une cause de mortalité naturelle ou avoir été tué par un chasseur. Nous discuterons ultérieurement du lien existant entre ces deux notions. Cependant, si l'on admet que cette déformation joue indépendamment des individus, les indications fournies par les renvois de bagues peuvent permettre plusieurs comparaisons.

1. *Importance des différentes causes de reprise selon l'âge des oiseaux*

Si l'on se réfère à l'ensemble des reprises opérées sur les oiseaux du lac de Grand-Lieu entre 1947 et 1977, pour lesquelles on dispose de renseignements sur la cause de la reprise (480 bagues), on constate que près de 62 % d'entre elles concernent des oiseaux tués par les chasseurs (3), et 27 % des oiseaux trouvés morts. Les autres causes de reprises ont une importance très faible. La comparaison de ces causes en fonction de l'âge des oiseaux (moins d'un an et plus d'un an) ne montre de plus aucune différence significative (cf. tableau 8).

Causes de mortalité	tués chasse	trouvés morts	trouvés blessés	captures	captifs relâchés	piège à poteau	épuisés	électrocutés	TOTAL
immatures	61,17	26,86	2,59	4,85	0,32	0,32	1,62	2,27	N=309
adultes	62,57	28,07	1,17	3,51	-	-	2,93	1,75	N=171
TOTAL	61,67	27,29	2,08	4,38	0,21	0,21	2,08	2,08	N=480
	X2 = 5,46, différences non significatives								

TABLEAU 8. — Comparaison des causes de reprises (en %) selon les deux classes d'âge retenues.

2. *Causes de reprise selon les mois*

La représentation des bagues d'oiseaux tues ou blessés (chasse) selon 4 périodes correspondant à des phases du cycle biologique du Héron cendré, en regroupant les deux classes d'âge immatures et adultes, montre que l'importance des différentes causes de reprise fluctue d'une manière hautement significative (99 % de sécurité) selon ces périodes (cf. tableau 9).

Cette évolution suit sensiblement la réglementation de la chasse en

périodes / reprises	*reproduction* A.M.J.	*estivage* J.A.	*migration* S.O.N.	*hivernage et migration de retour* D.J.F.M	TOTAL
chasse %	27,78	57,67	76,27	63,08	63,75
total N	36	137	177	130	480
	X2 = 12,46, différences hautement significatives				

TABLEAU 9. — Comparaison de la proportion des reprises de bagues dues à la chasse, au cours de quatre périodes de l'année.

France, pays d'où proviennent 76 % des reprises. Ainsi, la proportion d'oiseaux tués au printemps n'est que d'un quart environ des reprises contre plus de la moitié en été (ouverture traditionnelle de la chasse au gibier d'eau le 14 juillet dans de nombreux départements, dont la

(3) Notons que le tir du héron a toujours été un acte gratuit de la part des « chasseurs », sa chair n'ayant aucune valeur culinaire, d'où l'abandon des dépouilles sur le lieu de « l'exploit ».

Loire Atlantique, lors de la période d'étude), et de trois quarts en automne. Cette proportion rebaisse en hiver où la mortalité naturelle semble acquérir un niveau relatif plus élevé. La baisse de la mortalité en août semble provenir du glissement d'une partie notable des oiseaux vers la Vendée (cf. MARION et MARION 1976), département où la chasse au gibier d'eau ne débute qu'en septembre (la chasse ouvre un jour lors de l'ouverture générale nationale en juillet puis s'interrompt ensuite jusqu'à l'ouverture de la chasse au gibier terrestre), d'où une remontée de la mortalité pendant ce mois, consécutive à une intensité de chasse également plus forte. La baisse continuelle survenant ensuite, jusqu'en février, semble traduire l'apprentissage des jeunes vis-à-vis de la chasse, tandis que la (faible) remontée de mars peut être due aux oiseaux migrateurs ayant hiverné dans des zones peu chassées (Afrique) et regagnant leur région d'origine en passant par des zones plus difficiles, et à une augmentation de la pression de chasse lors du retour de la plupart des espèces migratrices, juste avant la fermeture de la chasse.

Ces variations de l'impact des différentes mortalités ne présagent cependant pas du niveau de la mortalité globale tel que nous l'avons obtenu précédemment, mais permettent d'affiner l'analyse effectuée sur celle-ci. En admettant l'hypothèse d'un rapport *taux de renvoi des reprises dues à la chasse* constant quel que soit l'âge des immatures, on peut dresser la courbe retraçant le nombre de reprises mensuelles selon les deux classes de modalités de reprise (cf. fig. 2, courbe B). On constate que les causes de reprise autres que le tir direct (chasse) atteignent leur niveau maximal en juillet, août et octobre, puis un niveau moyen en septembre, décembre et janvier (un tiers de moins), enfin un niveau bas en novembre, février et mars (moitié du niveau maximal). Toutefois, la courbe des reprises d'oiseaux tués suit à peu près fidèlement celle de la mortalité globale, avec une montée extrêmement forte en juillet et une chute aussi rapide en avril, d'où l'hypothèse qu'une proportion notable des oiseaux « trouvés morts » ou « capturés » est en fait due à la chasse. Deux faits tendent à le démontrer.

Ainsi, par exemple, la cohorte 1958-59 a fourni 11 reprises dues à la chasse sur un total de 13 reprises d'immatures, soit 84 %, les deux autres étant d'ailleurs des « trouvés morts » probablement dus également à la chasse. Pour l'ensemble des huit années de reprise, cette cohorte a fourni 20 reprises dont 18 de chasse, soit 90 % au moins.

D'autre part, le tableau 10, représentant les reprises en fonction de la période pendant laquelle elles ont été effectuées indépendamment du lieu de reprise, montre des différences significatives à 99,9 % de sécurité. On constate notamment une augmentation de 2 500 % du nombre de reprises global (chasse + trouvés morts + capturés) par jour, entre d'une part les 13 premiers jours de juillet, et d'autre part le seul jour du 14 juillet (ouverture de la chasse jusqu'en 1973). Or la majorité des héronneaux volent dès la mi-juin.

Les « trouvés morts » sont donc manifestement dus en grande partie à la chasse : certains proviennent d'oiseaux blessés par les chasseurs et

Périodes	Nombre de jours	Nombre de reprises (imm.)	Nombre moyen de reprises par jour*	Nombre moyen de reprises par jour classes regroupées
1er juin-15 juin	15	1	0,06	
16 juin-30 juin	15	2	0,13	
1er juil.-10 juil.	10	6	0,60	0,66
11 juil.-13 juil.	3	4	1,33	
14 juillet seul	1	17	17,00	11,00
15 juillet seul	1	5	5,00	
16 juil.-20 juil.	5	13	2,60	1,75
21 juil.-31 juil.	11	15	1,36	
TOTAUX	61	63	1,03	
*X2 = 94,34, diff.signi. 99,9%				

TABLEAU 10. — Nombre de reprises par jour en fonction de la période.

retrouvés morts par d'autres personnes ; d'autres sont tués par les chasseurs qui ont envoyé la bague au C.R.B.P.O. (ex C.R.M.M.O.) en ayant pris soin de mentionner l'information « trouvé mort » afin d'éviter tout ennui éventuel en retour ; enfin, un troisième lot de bagues résulte de la mortalité naturelle effective, ce dernier lot semblant a priori faible

Dans ces conditions, le classement du Héron cendré parmi les espèces totalement protégées, intervenu le 17 octobre 1975, devrait provoquer une chute importante du taux de reprise de cette espèce, seules les données étrangères se maintenant vraisemblablement à un taux égal.

Dans cette hypothèse, nous avons comparé les causes de reprise en fonction des trois périodes retenues pour le calcul des taux de mortalité

3. *Evolution des causes de reprise au cours de la période étudiée*

La comparaison de l'importance relative des différentes causes de reprise selon les trois periodes 1947-57, 1958-66 et 1971-77 montre une évolution considérable de cette variable (cf. tableau 11).

Périodes / Causes de reprise	1947-1957	1958-1966	1971-1977
tués chasse + trouvés blessés	79,26%	69,09%	37,60%
trouvés morts	11,85%	22,73%	52,00%
capturés + capturés et relâchés + piège à poteau	8,89%	4,09%	1,60%
épuisés	-	3,18%	2,40%
électrocutés	-	0,9.%	6,40%
TOTAL (N)	135	220	125
Taux de reprise	10,90%	8,46%	3,26%
X2=88,17, diff.sign. 99%			

TABLEAU 11. — Comparaison des causes de reprises selon les périodes de l'étude.

Ainsi, la proportion du tir direct (déclaré) dans le retour des bagues a chuté de plus de moitié en l'espace de deux décennies (4/5e des reprises contre moins des 2/5e) De même, la proportion des oiseaux capturés, à l'aide le plus souvent de pièges, marque une régression de 82 %. Cette diminution exceptionnelle de l'action destructrice de l'homme semble avoir été compensée par une mortalité naturelle beaucoup plus forte, si l'on s'en réfère aux oiseaux trouvés morts dont la proportion a plus que quadruplé. L'apparition de l'epuisement comme cause de reprise confirme ce point de vue. Enfin, l'étonnante progression du nombre d'oiseaux électrocutés reflète d'une manière assez inattendue le quadrillage grandissant du paysage par les lignes haute tension.

L'évolution des taux de reprise suit rigoureusement le même schéma que les reprises de chasse. Le coefficient de corrélation parfait existant entre ces deux valeurs (r = 0,997) semble exclure le cas d'une simple coïncidence.

Reste à savoir si la proportion des oiseaux qui représentent parmi la catégorie des « trouvés morts » une action déguisée de la chasse est demeurée identique pour la période 1971-1977. Le faible nombre de reprises (18) ne permet pas de vérifier ce point d'une manière aussi précise que pour la période globale 1947-1977. Pour le mois de juillet, la période 1971-1977 a fourni 0,31 reprises par jour jusqu'au 13 juillet, 1,50 pour les 14 et 15 juillet, 0,69 du 16 au 31 juillet. La progression entre les treize premiers jours du mois et le 14 juillet est ainsi 5 fois moindre que pour la période globale 1947 1977. Cependant, le report de l'ouverture de la chasse en fin juillet début août certaines années, depuis 1973, complique cette analyse sommaire On peut donc craindre que la pression réelle de chasse n'ait pas diminué dans les proportions indiquées et que le statut de protection du Héron cendré n'ait incité les chasseurs à abandonner le plus souvent les cadavres ou à déformer intentionnellement leurs informations auprès du C.R.B.P.O.

4. *Facteurs du milieu agissant sur la mortalité naturelle*

Les conditions climatiques sont souvent invoquées parmi les facteurs pouvant agir sur la mortalité naturelle, et même sur la mortalité due à la chasse. Nous avons pour cela comparé les évaluations annuelles des taux de mortalité calculées précédemment, avec trois critères du milieu : la pluviosité entre juillet et décembre, la hauteur d'eau dans les marais en automne et la température de décembre à mars [4], en prenant pour hypothèse que la hauteur d'eau des marais pouvait être déduite de la pluviosité survenue entre les mois de janvier et de juin de chaque année. Devant la grande dispersion des oiseaux en migration, nous ne pouvions pas réunir ces données sur toute l'aire de dispersion. Les départements de Vendée et de Charente Maritime totalisant 35 % des reprises (cf. *infra*), nous avons choisi deux stations météorologiques représentatives du marais

(4) Moyenne entre les moyennes mensuelles des températures quotidiennes minima et maxima.

poitevin, et suffisamment éloignées de la mer pour ne pas fausser les relevés climatiques obtenus : l'une au nord de la Vendée (Challans), l'autre au sud, près de la Charente-Maritime (Sainte-Gemme la Plaine). La pluviosité a été prise dans ces deux stations, tandis que la température ne l'a été qu'à Ste Gemme (données manquantes pour Challans). Ces valeurs ont été relevées en fonction des périodes analysées lors des calculs de mortalité : 1954 à 1965 pour les mortalités annuelles, 1951 à 1975 pour les mortalités mensuelles.

La figure 3 représente les trois facteurs retenus, comparés aux taux de mortalité annuels de hérons adultes (les taux de mortalité annuels des immatures variant peu). La hauteur d'eau des marais ne présente aucune similitude d'évolution avec la mortalité, pas plus que la température hivernale, excepté peut-être en 1962, année qui figure parmi les

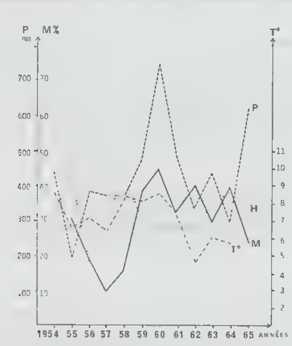


Fig. 3. — Comparaison du taux annuel de mortalité des Hérons cendrés du lac de Grand-Lieu entre 1954 et 1965, et de trois facteurs écologiques de la principale aire d'estivage et d'hivernage (marais poitevins) susceptibles d'exercer une action sur cette mortalité : facteurs supposés augmenter la mortalité pluviosité de juillet à décembre (P) et température moyenne de décembre à mars (T°) ; facteur supposé diminuer la mortalité : pluviosité de janvier à juin prise comme indice de hauteur d'eau dans les marais poitevin (H). Cf. texte.

trois années « noires » de la période 1960 à 1964, ni la pluviosité estivale et automnale. Cette dernière suit cependant une évolution semblable à celle de la mortalité pendant la période 1959-60-61.

Une analyse similaire effectuée entre la température, la pluviosité et la mortalité mensuelle des immatures et des adultes (fig 4) ne montre de même aucune corrélation entre la première et la troisième de ces valeurs. D'ailleurs, nous avons déjà vu que la mortalité des immatures

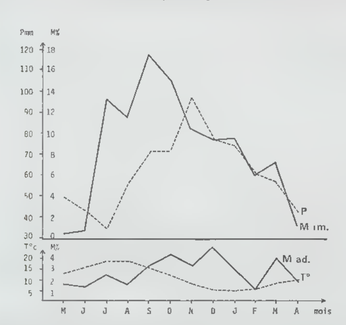


Fig. 4. Comparaison de l'évolution des taux mensuels de mortalité des Hérons immatures (M. im.) et adultes (M. ad.) avec l'évolution mensuelle de la pluviosité (P) et de la température (T°).

lors des années à hiver rigoureux (1955-56 et surtout 1962 63) ne se différenciait guère de celle des années normales. Par contre, la mortalité des immatures évolue parallèlement à la pluviosité entre novembre et avril, sans qu'il soit possible d'exclure le cas d'une simple coïncidence.

Il semble donc que la mortalité mensuelle des jeunes Hérons cendrés du lac de Grand-Lieu dépende en premier lieu de la chasse, puis secondairement de facteurs naturels tels que la nourriture ou la maladie, s'exerçant semble-t-il surtout en été (émancipation, concurrence, élimination des moins aptes). Les mauvaises conditions climatiques joueraient également un rôle en hiver, par l'intermédiaire de la pluviosité mais apparemment pas de la température, du moins dans la principale aire d'hivernage étudiée. Les variations de mortalité des adultes, au niveau mensuel et annuel, restent par contre difficiles à expliquer, en dehors de l'action de la chasse et peut être de la pluviosité hivernale (facteur direct, ou indirect par son action possible sur l'efficacité du nourrissage).

E. — Variations saisonnières de la structure de la population

Il est possible de calculer, à partir des taux de survie mensuels et annuels, la proportion théorique moyenne des différentes classes d'âge de Hérons cendrés dans la structure globale de la population du lac de Grand-Lieu, en particulier dans la population reproductrice disponible. La figure 5 représente à titre indicatif le remplacement et l'importance relative des différentes classes d'âge pour les taux de survie mensuels

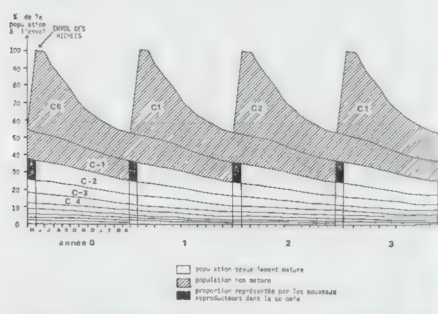


Fig. 5 Représentation schématique de l'évolution mensuelle de la structure d'âge de la population de Hérons cendrés du lac de Grand-Lieu, dans le cas d'une stabilité de la population et de l'hypothèse théorique d'une répétitivité de mêmes taux de survie sur plusieurs années successives. La figure représente la disparition progressive et l'importance respective de chaque cohorte annuelle (Cx) au cours de quatre années. La cohorte la plus proche de l'abcisse totalise l'ensemble des cohortes la précédant dans le temps (C—9 + n). Les colonnes représentent la structure des reproducteurs dans la colonie au mois de mai. Diagramme établi selon les survies mensuelles calculées pour la période 1947 1977 et le taux d'envol de nichées observées entre 1971 et 1977.

moyens calculés précédemment et une production annuelle de jeunes assurant la stabilité de la population (mortalité totalisant 67 % en première année, et 30 % pour les suivantes, avec 2,60 jeunes à l'envol).

La population se divise en trois catégories : les jeunes nés dans l'année considérée, constituant 48 % des individus en fin mai et seulement 30 % en avril suivant, les jeunes nés l'année précédente (22 % de la population en avril) ; enfin les adultes de plus de 2 ans (48 % de la population en avril). La population reproductrice potentielle en fin avril-mai représente donc 70 % environ de la population totale, et se répartit selon les proportions de classes d'âge suivantes : 31 % d'oiseaux de 2 ans se reproduisant pour la première fois, 22 % de 3 ans, 15 % de 4 ans, 11 % de 5 ans, 8 % de 6 ans, 13 % pour toutes les classes suivantes.

Cette répartition théorique a peu de chance de se retrouver cependant en réalité, les taux annuels de survie fluctuant autour d'une valeur moyenne. Le caractere constant de cette survie, d'une part en ce qui concerne les jeunes en première annee, sur les 9 années étudiées par la méthode de HICKEY, et d'autre part en ce qui concerne les adultes selon leur âge, tempère cependant cette remarque. Il n'en reste pas moins que la survie des adultes varie d'une manière importante selon les années, et que la production de jeunes fluctue également d'une année sur l'autre mais dans des limites très étroites lors d'années normales.

F. — EVOLUTION DES EFFECTIFS REPRODUCTEURS

Ces fluctuations rapides autour d'une valeur moyenne des différents paramètres régissant le niveau d'une population ne sont pas incompatibles avec une stabilité de celle-ci sur une période plus ou moins longue. Par contre, lorsqu'elles jouent dans le même sens plusieurs années de suite, ou lorsque la variation d'un des paramètres est telle qu'elle ne peut être rapidement compensée par celle d'autres paramètres, le niveau global de la population se modifie positivement ou négativement. Si l'on observe l'évolution des effectifs des Hérons cendrés du lac de Grand Lieu depuis le premier comptage de la héronnière il y a plus d'un demi-siècle (50 couples en 1926, ARNAULT 1926), et en particulier depuis une vingtaine d'années (cf. fig. 6), on constate trois periodes distinctes : une phase de croissance précédant 1960, une phase de déclin prononcé entre 1960 et 1965-68, et une phase de forte croissance depuis 1965-68 se poursuivant actuellement (cf. MARION 1980).

Les recensements antérieurs à 1972 étant de simples estimations plus ou moins grossières, il est difficile de se baser sur les chiffres fournis pour calculer des taux précis de multiplication de cette colonie. A posteriori, il semble que l'on puisse comme hypothèse de départ à notre démonstration admettre les évaluations de 1958 (1 000 couples), 1960 (1 300 couples) et 1968 (300 couples). Par contre, celle de 1965 (30 couples) nous semble pessimiste, et résulte vraisemblablement d'une erreur occasionnée par le déplacement éventuel de la colonie. D'autre part, il n'est pas impossible que notre recensement de 1972 ait omis certains noyaux de peuplement, oubli qui semble cependant ne pas devoir dépasser 40 à 100 couples.

Nous prendrons comme points de repère les années 1926, 1958, 1960, 1968 et 1977. On peut estimer le taux de multiplication annuel de la population (λ) entre ces dates en utilisant la formule

$$\lambda = \sqrt[a]{N_{t+a} / N_t}$$

(LEBRETON et ISENMANN 1976), où Nt est l'effectif au temps t, et Nt + a l'effectif a années plus tard. Les valeurs de l'estimateur λ sont les suivantes :

de 1926 à 1958 = 1,10
de 1958 à 1960 = 1,14
de 1960 à 1968 = 0,83
de 1968 à 1977 = 1,17

La population de Hérons cendrés du lac de Grand-Lieu s'est donc caractérisée par un taux annuel de multiplication voisin de 1,10 de sa naissance à 1960 environ, interrompu en première interprétation par l'accident de 1963 (hiver exceptionnellement rigoureux) tenu jusqu'ici comme responsable de l'effondrement complet de la population [5], suivi d'un redressement du taux annuel de multiplication dépassant apparemment celui antérieur à 1960. L'effectif de 1978 et celui de 1979 montrent cependant une baisse très nette de l'accroissement, qui semble amorcer une période de stabilité de la population. Il est tentant de traduire celle-ci par une saturation possible du milieu, mais il est encore trop tôt pour se prononcer sur cette tendance (cf. MARION 1980).

Cette évolution très nette des effectifs de Hérons cendrés nous a incité à rechercher quels paramètres pouvaient en être responsables, en utilisant le modèle matriciel de LESLIE (1945), afin notamment de vérifier a posteriori le degré d'erreur des recensements antérieurs à 1976 et corriger en conséquence ces premières conclusions.

IV. — ESTIMATION DES PARAMETRES DETERMINANT L'EVOLUTION PASSEE DE LA POPULATION. UTILISATION DU MODELE DE LESLIE

L'évolution d'une population dépend de nombreux paramètres (cf. *supra*, méthodes). L'absence de données précises concernant certains de ces paramètres constitue un handicap mais qui peut être dans certains cas contourné, dans la mesure où un paramètre peut être déduit des autres paramètres connus, ou estimé selon un maximum de vraisemblance dans une fourchette plus ou moins étroite.

(5) Nous allons voir par la suite que cette explication, basée sur la démographie des colonies anglaises qui chutent lors de chaque hiver rigoureux, ne peut pas être retenue ici.

A. — Estimation des paramètres utilisés

1. *Production de jeunes*

Le tableau 12 représente le taux d'envol de la colonie de Grand-Lieu entre 1971 et 1977. Ces taux ont été obtenus par l'observation directe pour les annees 1974 à 1977, et par extrapolation à partir de nos données de baguage pour les années 1971 à 1973 (taux d'envol extrapolé — nombre moyen de jeunes par nid lors du baguage × 0,9379, facteur de correction calculé d'après les données de 1974 à 1978). Par mesure de simplification, nous n'utiliserons ici que le taux d'envol des jeunes, sans utiliser le taux de ponte ni les taux de survie des couvées et des nichées, le premier intégrant forcément les seconds.

Années	Taux d'envol	Nombre de nids [illegible]
1971	2,87	49
1972	2,34	170
973	2,55	271
974	2,72	213
975	2,78	36
1976	2,77	65
1977	2,67	73
TOTAL	2,60	877

TABLEAU 12 — Taux d'envol moyens annuels dans la colonie de Grand-Lieu entre 1971 et 1977.

Dans les calculs suivants, nous utiliserons la moyenne générale obtenue (2,60), ou des valeurs théoriques fluctuant aléatoirement entre 2,00 et 3,20. Nous admettrons que les couvées ou les nichées subissant une mortalité totale au nid sont toutes remplacées.

2. *Proportion de reproducteurs*

Le Héron cendré se reproduit normalement à l'âge de 2 ans, mais nous avons plusieurs fois constaté la reproduction réussie d'oiseaux en livrée d'immatures (1 an). Ce fait a déjà été signalé dans la littérature (Knabe 1938, Owen 1959, Bauer et Glutz von Blotzheim 1966, Cramp et Simmons 1977, etc.), et Milstein *et al.* (1970) mentionnent 4 couples d'immatures sur un échantillon de 13 couples étudiés, soit 31 %. Ce taux très élevé est apparemment exceptionnel et on peut difficilement généraliser ce chiffre à toutes les colonies. A Grand-Lieu, l'observation d'un oiseau reproducteur en plumage immature reste exceptionnel.

Il n'existe d'ailleurs aucune donnée sur la proportion des différentes classes d'âge des oiseaux se reproduisant dans une colonie. Nous admettrons comme base de départ que les quelques immatures reproducteurs compensent les adultes ne se reproduisant pas.

3. *Taux de survie*

Nous avons effectué nos différents calculs en utilisant plusieurs taux de survie constants selon l'année et la classe d'âge ($p = 0,35$ et $q = 0,70$, $p = 0,35$ et $q = 0,73$, $p = 0,35$ et $q = 0,75$). De même, nous avons utilisé les estimations de survies annuelles pour chacune des années de la période 1954-1967 ($p = 0,27$ à $0,37$, $q = 0,55$ a $0,90$) et présentées précédemment.

B. — Résultats des simulations du modèle

Nous avons procédé à plusieurs simulations de façon à tester les différents paramètres de survie obtenus. La figure 6 représente la courbe théorique de l'évolution de la population de Grand-Lieu, d'après l'estimation du taux de multiplication annuel calculé en fonction des effectifs réellement observés en 1926, 1958, 1960, 1968, et 1972 à 1977 (cf *supra*). Cette courbe ne présage pas des fluctuations rapides ayant pu survenir entre ces dates.

Nous avons testé plusieurs scénarios à partir de l'effectif observé au départ en 1926.

Le scénario 1 montre l'évolution théorique de la colonie en prenant pour paramètres de survies $p = 0,35$ et $q = 0,70$, et pour taux de production de jeunes 50 valeurs distribuées au hasard autour d'une moyenne de 2,60 (minimum : 2,03 ; maximum : 3,13). La population augmente légèrement pendant les cinquante années, avec un taux annuel de multiplication λ variant de 0,94 a 1,08 (λ moyen = 1,02). Ce taux est loin de correspondre à l'évolution réellement observée, ce qui suggère une sous-estimation très vraisemblable de la survie adulte.

Le scénario 2 reprend la même simulation en prenant pour paramètres de survie $p = 0,35$ et $q = 0,73$ (c'est-à-dire la valeur de q obtenue sur la meilleure période des trois analysées). Cette fois, λ varie de 0,97 à 1,12, avec une moyenne de 1,06, mais l'écart entre la courbe obtenue et celle observée reste importante.

Le scénario 3 simule l'évolution des effectifs à partir de 1971 simplement, en utilisant pour paramètres de survie $p = 0,35$ et $q = 0,75$, et pour taux de production de jeunes ceux réellement observés dans la colonie chaque année et mentionnés précédemment. Malgré un taux de survie annuel d'oiseaux adultes très nettement supérieur à celui obtenu pendant la même période par la méthode de Lebreton ($q = 0,75$ contre 0,62), le résultat fourni par l'ordinateur est encore très inférieur à l'évolution réelle (λ moyen = 1,07 contre 1,17).

Devant le manque d'ajustement obtenu en utilisant des paramètres de survie constants selon les années, nous avons simulé (scénario 4) l'évolution de la colonie en prenant pour paramètres annuels de survie ceux mentionnés dans le tableau 7 (méthode de Hickey modifiée). Nous avons pris pour remplacer les données manquantes les valeurs $p = 0,35$ et $q = 0,70$, et pour effectif de départ celui indiqué par la courbe (cf.

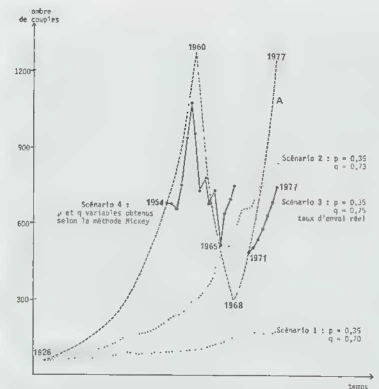


Fig. 6. — Comparaison avec l'évolution démographique présumée réelle de la colonie depuis un demi-siècle (courbe A) de 4 scénarios mathématiques (matrice de LESLIE) simulant l'évolution théorique des effectifs reproducteurs de la colonie de Hérons cendrés du lac de Grand-Lieu, d'après les résultats statistiques obtenus par le baguage. La courbe A est établie pour les besoins de l'hypothèse de travail d'après huit comptages réels (1926 et 1971 à 1977) et trois estimations (1958 et 1960 lors d'opérations de baguage, 1968 par observation aérienne), en supposant trois évolutions successives régulières (croissance de 1926 à 1960, décroissance de 1960 à 1968, croissance de 1968 à 1977). Le scénario 4 montre que le 2[e] point d'inflexion de cette courbe se situerait en 1965 plutôt qu'en 1968, en l'absence de recensements précis effectués à ces dates (cf. explications dans texte).

fig. 6). La courbe de ce scénario montre cette fois une évolution théorique suivant d'une manière relativement fidèle l'évolution réelle, à savoir :

– une croissance forte jusqu'en 1959 ($\lambda = 1{,}18$), rejoignant les taux de multiplication élevés observés réellement et n'ayant pu être atteints par les simulations précédentes ;

– une chute rapide entre 1959 et 1965 ($\lambda = 0{,}915$), suivant parfaitement l'effondrement observé de la population. Cette chute est encore plus forte si l'on prend pour hypothèse que la moitié seulement des oiseaux en âge de se reproduire l'ont fait au printemps 1963, avec une production de 2 jeunes à l'envol ($\lambda = 0{,}885$). Les 6 300 ha du lac de

Grand-Lieu, qui ne gèlent que très peu et sur une très faible épaisseur, sont cette année-là restés en effet entièrement gelés pendant plus de deux mois jusqu'au début de mars (les premiers Hérons cendrés arrivent fin janvier), les habitants s'aventurant même sur la glace en voiture.

Cette simulation semble donc montrer que les taux de survie annuels obtenus sont proches de la réalité, et que leurs variations expliquent à elles seules les taux de multiplication extrêmes réellement observés, malgré l'imprécision des évaluations d'effectifs de 1958 à 1968. A ce sujet, il semblerait que la colonie de Grand-Lieu ait amorcé son déclin dès 1960, bien avant l'hiver catastrophique de 1962-63 qui n'a fait qu'accentuer le phénomène, les effectifs de 1962 ne représentant déjà plus que 72 % de ceux de 1959, si toutefois l'évolution de la colonie s'est trouvée être uniquement régie par la survie.

Cette dernière hypothèse ne semble cependant pas être totalement vérifiée, puisque le scénario 4 indique une remonté des effectifs à environ 700 couples en 1968 alors que la courbe A n'en indique que 300. Mais les taux de survie de 1965 à 1967, calculés sur un nombre très faible de reprises, sont sans doute surévalués, bien qu'ils provoquent une croissance voisine de celle observée ultérieurement ($\lambda = 1,13$). On ne peut donc rien conclure sur la période 1965-1971, même s'il semble probable que le point d'inflexion de la courbe se soit produit en 1965 et non en 1968. Le chiffre de 30 couples avancé en 1965 est cependant dans tous les cas largement sous-évalué.

C. — Hypothèses d'explication et discussions

A ce point de la recherche des causes de fluctuations des effectifs de Grand-Lieu, nous pouvons émettre cinq hypothèses sur les écarts observés entre les simulations et les évaluations des effectifs de la colonie.

1. *Sous-estimation des recensements*

Si l'on prend comme hypothèse que le taux de multiplication annuel entre 1965 et 1974 a été identique à celui observé dans la période 1974-1977 (soit $\lambda - 1,14$), on obtient une estimation de l'évolution suivante des effectifs (cf. tableau 13).

1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974
261	297	339	386	441	503	573	653	745	850

TABLEAU 13. — Estimation de l'évolution théorique des effectifs de reproducteurs de Grand-Lieu en partant de l'année 1974 pour remonter à 1965 en prenant un taux de multiplication annuel moyen de 1,14.

Les sous-évaluations éventuelles de 1968 et de 1971 seraient donc apparemment faibles. Mais en partant du chiffre de 261 couples en 1965, et en remontant à 1959 par la simulation 4, on obtient une estimation

d'effectif pour cette dernière année d'environ 550 couples seulement, ce qui n'est guère possible. En effet, on peut avoir une idée du nombre réel de couples présents cette année-là en se basant sur les chiffres de baguage. En 1957, année du maximum de jeunes bagués (cf. tableau 1), il fut marqué 779 individus. La moyenne de nos propres opérations de baguage entre 1971 et 1978 étant de 2,96 jeunes par nid visité (calculé sur 1 730 nichées), le chiffre de 779 représente environ 263 nids bagués. Si l'on admet comme estimations minimales que ces nids ne représentent l'une part que les 4/5ᵉ des nids visitables (les autres étant inaccessibles), que d'autre part 10 % des nids ont été oubliés (chiffre habituel retenu dans les recensements de Grand-Lieu, cf. MARION 1980), et qu'enfin lors des visites intervenues le plus souvent dans la première semaine de mai, seules les nichées contenant des jeunes âgés entre 1 et 5 semaines ont pu être baguées (les autres nids contenant des œufs, des jeunes trop petits ou trop grands pour être capturés), on aboutit à un effectif de 658 nids en prenant la proportion de 55 % de nids ayant des petits baguables lors des visites (proportion representée par les nids contenant des jeunes de 1 à 5 semaines lors du baguage de 586 nids d'une des colonies de Grand-Lieu en 1974, MARION en prép.). En utilisant les taux de multiplication de la colonie fournis par le scénario 4, on aboutit à une evaluation totale pour 1959 de l'ordre de 950 nids, dans l'hypothèse d'une visite systématique de tous les noyaux de peuplement du lac, ce qui n'a pas été le cas. L'estimation de 1 100 nids paraît donc tout à fait plausible.

Il apparaît donc que le risque d'erreur des recensements des colonies ne peut pas expliquer l'écart observé en 1965. Il semble plus probable que le lac abritait une population de l'ordre de 300 à 500 couples entre les années 1965 et 1971.

2. *Mauvaise estimation des survies*

Les taux de survie obtenus par les méthodes à maximum de vraisemblance ou par les tables de survie classiques ne permettent pas d'expliquer les forts taux de multiplication observés *depuis 1965* si l'on prend les valeurs moyennes constantes quelle que soit l'année, même en ramenant le taux moyen de multiplication de 1,17 à 1,14 compte tenu des enseignements précédents. Par contre, si l'on utilise les taux annuels tels qu'ils ont été estimés pour la période 1954-1965, on aboutit à un scénario tout à fait plausible de l'évolution démographique de cette première période.

Deux points restent cependant inexpliqués : l'écart observé lors de l'effondrement de la population après 1960, et celui observé dans la croissance actuelle (en particulier entre 1971 et 1977).

Le premier point pourrait suggérer une surestimation du taux de survie en 1962-63, malgré la perte de 40 % des adultes. Pourtant, le nombre de reprises est encore relativement important cette année-là (43), et donc probablement assez fiable. Il convient toutefois de signaler que la chasse a été fermée pendant près de deux mois dans certaines zones lors de

la vague de froid. Les reprises étant surtout dues à la chasse (cf. *supra*), l'échantillonnage aurait ainsi été sous-évalué. Mais il aurait fallu une mortalité double de celle calculée, tant pour les immatures que pour les adultes, pour atteindre en 1965 l'effectif de 260 couples tout en partant de 1 100 couples en 1959 (cf. tableau 13). Mais il semble douteux que la seule mortalité naturelle ait pu avoir un impact deux fois plus fort que la mortalité globale au niveau annuel, dans un laps de temps si faible. De plus, une telle mortalité aurait de toute façon été décelée par la raréfaction ultérieure des reprises d'adultes. Inversement, l'hypothese d'un taux de multiplication élevé entre 1965 et 1971 peut être fausse, les effectifs ayant pu stagner pendant environ sept ans. Les données de baguages ne permettent pas de trancher en vue de l'une ou l'autre de ces solutions.

En ce qui concerne le second point, les taux de survie calculés par les méthodes à maximum de vraisemblance pour la période 1971-1977, n'assurant pas la croissance réelle observée, ont pu être sous estimés. La forte chute du taux de reprise pendant cette période par rapport à la période précedente, traduisant l'évolution très nette des causes de reprise, renforce cette hypothèse. Les différents taux annuels de mortalité obtenus peuvent par exemple être biaisés par un changement éventuel dans la répartition géographique des reprises, le taux de renvoi des bagues pouvant dépendre de ces zones. Le tableau 14 présente la répartition géographique des reprises analysées selon trois périodes : oiseaux *bagués* de 1950 à 1966, oiseaux *bagués* de 1971 à 1977, oiseaux *repris* après le 17 octobre 1975 (protection du Héron cendré). Les reprises connues après mars 1978 n'ont pas été retenues dans ces trois lots.

REGIONS	Oiseaux bagués entre		Oiseaux repris après le 17 octobre 1975
	1950-1966	1971-1977	
Loire Atlantique*	11,43	9,30	4,54
Vendée + Charente Maritime*	36,04	30,23	31,82
Reste de la France*	29,01	35,66	34,09
France entière	76,48	75, 9	70,45
Espagne	9,01	13,95	15,9
Portugal	7,69	3, 0	2,27
Italie	1,10	0,78	2,27
Europe sauf France*	18,24	14,38	22,73
Afrique + Ocean Atlantique*	5,28	5,43	6,82
Nombre total de reprises analysées	455	129	44
Proportion des reprises de chasse	72,96	37,60	19,05 (France: 6,45) (reste : 54,55)
Signification*	X2=7,47 r s	X2=1,55 n s	
*régions prises en compte dans le calcul des X2			

TABLEAU 14. — Evolution du lieu de reprise au cours de la période d'étude (en %).

Cette comparaison ne montre aucune différence significative entre les périodes 1950-1966 et 1971-1977 dans la répartition géographique des reprises, ni entre la première période de protection de l'espèce ($\chi^2 = 0{,}80$ pour la comparaison France entière d'une part, et Europe — sans France — et Afrique d'autre part). Tout au plus peut-on remarquer la diminution du nombre de bagues reprises en France au profit de celui de l'Espagne, où le rôle de la chasse est important, ce que nous avions supposé plus haut. Le nombre de reprises intervenues depuis la protection du Héron cendré reste cependant trop faible pour pouvoir vérifier statistiquement cette tendance.

Même si une modification de la répartition géographique des reprises ne peut être invoquée, il semble de toute façon étonnant que la diminution importante de la principale cause de mortalité ait pu être totalement compensée, voire dépassée, par une augmentation de l'impact des causes naturelles de mortalité. On peut se demander si ces méthodes de calculs de mortalité basées sur les reprises d'oiseaux morts ne sont pas faussées par essence. En effet, dans notre cas, la grande majorité des reprises sont dues à la chasse, du moins pendant la plus grande partie de la période étudiée. Or le fort taux de mortalité des immatures par rapport à celui des adultes montre notamment que, d'une part l'apprentissage de la méfiance vis-à-vis de la chasse est important et que, d'autre part, la mortalité est maximale dans les six premiers mois suivant l'envol des nichées. On peut admettre que cette population, lors de l'émancipation des jeunes, est formée de deux sous-ensembles : l'un, formé d'oiseaux faibles, maladifs, « tarés », l'autre formé d'oiseaux plus robustes. Il est évident, comme l'a montré LACK (1949) pour les Mouettes rieuses *Larus ridibundus*, que la chasse va surtout tuer les oiseaux du premier ensemble. Au bout de six mois par exemple, il ne restera plus que les oiseaux du second ensemble, robustes et rusés, plus difficilement approchables et tuables. D'où un pourcentage de tués beaucoup plus faible après six mois. En exagérant à l'extrême, si l'on admet par exemple que dans une population il y a 10 % de « tarés » et que ceux-ci disparaissent dans la première année (chasse, mortalité naturelle), que la chasse ne puisse tuer que ces oiseaux et que le taux réel de mortalité globale est de 50 %, la chasse fournira beaucoup plus de reprises la première année et aucune après, d'où un taux de mortalité de 100 % en première année alors que la moitié de la population sera encore en vie (mais inchassable). D'ailleurs, il est aisé de constater dans la nature l'augmentation considérable de la distance de fuite des adultes dès les premiers jours d'ouverture de la chasse, qui passe de 250 mètres à plus de 700 mètres dans les marais de la Baie de Bourgneuf.

Le même phénomène pourrait jouer sur plusieurs classes d'âge, l'oiseau acquérant progressivement un comportement de méfiance de plus en plus élaboré lui permettant d'échapper à la chasse. Un adulte de 5 ans présenterait ainsi moins de risques de se faire surprendre qu'un adulte de 2 ans par exemple. D'où un échantillonnage biaisé tout au long ou sur une partie de la cohorte, la chasse ne prélevant pas la même proportion d'oiseaux vivants selon les classes d'âge.

De même, la répartition géographique varie selon les deux classes d'âge (immature et adultes) en fonction de la saison, la majorité des jeunes se faisant reprendre en été et en début d'automne lorsqu'ils sont encore peu éloignés de leur région natale, alors que les reprises d'adultes sont beaucoup plus étalées dans le temps et donc dans l'espace. Ainsi, 71,7 % des adultes sont repris en France contre 79,05 % des immatures, et 6,29 % des adultes en Afrique contre 2,70 % des immatures (Marion et Marion 1976). Le taux de renvoi de bagues étant vraisemblablement plus élevé en France, la proportion des immatures dans l'échantillon des reprises se trouve donc sur-évaluée d'autant.

Face à ces hypothèses de biais de l'échantillonnage, il convient inversement de noter les caractéristiques positives de celui ci. En premier lieu, le nombre de bagues analysées est relativement important (625 reprises), comparé aux effectifs utilisés pour le calcul des survies d'autres espèces, souvent quatre à six fois moindre, où de tels problèmes ne se sont pourtant pas posés. D'autre part, les taux de survie obtenus varient peu et sont notamment constants au-delà de la première annee d'âge, ce qui tend à prouver l'homogénéité de l'échantillon (ou la constance dans les éventuels biais le concernant). A ces faits positifs s'ajoute l'étonnante similitude des résultats obtenus par les méthodes à maximum de vraisemblance et les tables de survie classiques, contrairement à tous les travaux menes jusqu'ici avec ces deux types de méthodes (exceptés ceux menés sur la Sarcelle d'hiver en Camargue, cf. Tamisier 1972 et Lebreton 1980), les secondes sous-estimant gravement les survies chez les autres espèces étudiées (Lebreton et Isenmann 1976). On peut expliquer en partie cette similitude des résultats par l'absence apparemment totale de perte de bagues chez le Héron cendré, prouvée par la non augmentation des estimations de survies en tronquant les tableaux de reprises à 6 ans au lieu de 15, avec les méthodes de Lebreton et de Cormack. L'examen des bagues retrouvées après quatre ou cinq années montre d'ailleurs l'absence d'usure malgré la position de la bague sur le tarse. Olsson (1958) a estimé cette usure à 1 % par an, ce qui ne peut provoquer la perte de la bague qu'au bout de 30 ans, c'est-à-dire bien au-delà de la survie du Héron cendré. Mais surtout cette similitude renforce l'idée d'une homogénéité parfaite du lot de bagues étudié, les reprises réelles suivant parfaitement les calculs de probabilité !

En ce qui concerne les méthodes, on peut également faire les remarques suivantes : d'une part, les taux de survie obtenus par les méthodes statistiques sont, quelle que soit l'espece, dans tous les cas minima (Lebreton comm. pers.) ; d'autre part, différentes simulations permettent de soupçonner que les variations annuelles de survie réelle ont pour résultat une sous estimation de la survie annuelle moyenne (Clobert et Lebreton inédit). Une telle simulation, effectuée à partir des survies annuelles des oiseaux de Grand-Lieu entre 1955 et 1963 calculées par la table de Hickey modifiee, avec 2,60 jeunes à l'envol aboutit pourtant à un résultat très proche de celui obtenu avec une

simulation employant une survie moyenne, calculée d'après les disparitions obtenues lors de la simulation précédente, celle-ci donnant même un effectif final inférieur de 4 % à celui calculé par une survie fixe (cf. tableau 15). La tendance observée par CLOBERT et LEBRETON ne se vérifie donc pas dans notre cas. En fait, l'impact global sur le taux de multiplication est négligeable, et on ne peut guère retenir cette hypothèse pour expliquer les écarts observés.

[illegible]es	954	1955	956	957	1958	959	960	196[illegible]	1962	196[illegible]	Survies globales
p	0,3095	0,[illegible]98	0,344[illegible]	0,3537	0,35[illegible]0	0,2727	0,36[illegible]	0 3657		–	485 2227=0,333 [illegible]
q	–	0,6923	0,807	[illegible],9048	0,83[illegible]7	0,6 90	0,5490	0,6735	0,6000	–	[illegible] 7 742=0,70322
N survies variables	–	[illegible]79	174	200	251	287	249	193	209	180	λ55 à 63=[illegible],001
[illegible] survies fixes	–	179	80	[illegible]	183	[illegible]84	185	[illegible]86	187	188	λ55 à 63=1,006

nota : les survies moyennes fixes sont obtenues par le rapport *nombre d'oiseaux morts/nombre d'oiseaux produits ou disponibles.*

TABLEAU 15. — Simulations effectuées en utilisant soit des survies annuelles variables, soit des survies moyennes fixes.

Enfin, la variation du taux de reprise selon les années traduit un phénomène difficile à appréhender et dont le rôle exact sur les taux de survie est inconnu. Un des postulats de base des méthodes employées étant un taux de reprise constant, il serait étonnant que les variations observées, telles qu'elles sont représentées dans le tableau 16 pour les seuls immatures, ne provoquent pas au moins un léger biais dans les survies calculées.

[illegible]	1947	5[illegible]	5[illegible]	52	53	54	55	56	57	[illegible]8	59	60	[illegible]	[illegible]	63	64	65	66	7[illegible]	[illegible]	[illegible]3	[illegible]	7[illegible]	76	77
[illegible]	19	65	28	30	76	305	440	608	779	335	666	570	621	413	23	28	30	82	59	428	741	1626	237	673	986
TAUX DE REPRISE [illegible]	10,5	2,3	0,0	3,3	1,3	9,5	8,2	6,6	6,9	3 9	4,8	6,5	6,9	4,6	4,3	7,1	0 0	4,9	2,5	3,3	2,8	1,8	2,	,2	1,4

TABLEAU 16. — Variations du taux de reprise de bagues en fonction des années au cours de la période d'étude (oiseaux immatures).

Cette chute du taux de reprise (72 %) entre la période 1947 1957 et la période 1971 1977 ne se retrouve pas à notre connaissance chez les autres espèces baguées en France. Ce fait mériterait d'être étudié d'une manière plus approfondie.

La mise au point de méthodes allant dans la direction de celle de NORTH (1978), ne liant plus les taux de survie à une hypothèse de taux de reprise constant, pourra permettre d'éviter ces écueils.

L'ensemble des problèmes soulevés ici semble donc compromettre l'utilisation du baguage comme outil d'étude de la dynamique de populations d'oiseaux gibier, en l'absence actuelle de moyens permettant de corriger ces biais et notamment lorsqu'une fluctuation importante du taux

de reprise se présente. Il convient toutefois de remarquer que le décalage entre les taux de survie obtenus chez le Héron cendré et l'évolution réelle des effectifs survient à un moment où la chasse perd son rôle prépondérant dans l'échantillonnage des reprises par rapport aux autres causes de renvois de bagues. Il se pourrait donc à l'avenir que l'échantillonnage des populations de Hérons cendrés par le baguage s'affranchisse de tels biais.

Un moyen d'éviter ces écueils serait de baser les calculs sur des méthodes ne comptant pas le nombre de morts mais, inversement, le nombre de survivants, par exemple dans les colonies à date fixe. Ce genre de méthode, facilement applicable sur les chauves-souris par exemple (on compte dans les grottes les individus que l'on avait bagués les années précédentes, et non pas les reprises de chauves-souris mortes) ou des colonies d'oiseaux facilement observables (sternes, mouettes...), est malheureusement très difficile voire impossible à utiliser pour les oiseaux tels que le Héron cendré, dans la pupart des cas, compte tenu de l'inaccessibilité de nombreuses colonies et surtout de la distance de fuite très élevée de ces oiseaux en France.

Quoi qu'il en soit, le taux de multiplication de la période 1971-1977 n'étant que la répétition de celui observé avant 1960, on peut se demander si une ou deux années simplement de survie exceptionnelle, masquées par le faible nombre de données et le manque de recul, n'en sont pas là aussi responsables. Il faudra vraisemblablement attendre encore plusieurs années avant de pouvoir vérifier cette éventualité.

3. *Emigration et immigration*

En dehors de l'hypothèse d'une mauvaise estimation des survies, on ne peut a priori rejeter le rôle d'une émigration plus ou moins importante de reproducteurs en 1963, suite au milieu inhabituellement inhospitalier rencontré cette année là, ni d'une immigration chronique dans la phase récente d'accroissement.

Le premier point semble renforcé par l'apparition soudaine, après 1965, de nouvelles colonies dans le département de Loire-Atlantique (Guérande en 1966, Brière en 1967), et surtout au sud de la Vendée et en Charente-Maritime, dans les principales zones d'hivernage des oiseaux de Grand-Lieu. Ces colonies ont pu capter des oiseaux en migration prénuptiale. Les preuves de l'existence de mouvements entre colonies existent d'une manière générale, mais elles concernent uniquement des oiseaux marqués poussins. Le changement de colonies de la part d'adultes n'a à notre connaissance pas été prouvé à ce jour Pourtant, certaines colonies croissent annuellement au delà des possibilités permises par une seule évolution interne (par exemple : $\lambda = 1.38$ pour la Brière en 1977, $\lambda = 1.25$ pour Suscinio en 1978, et surtout $\lambda = 1.30$, 1.42, 1.53 et même 2.00 selon les années pour la colonie de La Gripperie en Charente Maritime, d'après les chiffres communiqués par SEGUIN pour cette colonie entre 1971 et

1978, colonie comptant 563 couples cette dernière année [6]. En Bretagne, certaines colonies ont même régressé de 12 à 20 % en 1978 alors que d'autres croissaient de 13 à 25 % (cf. MARION 1980). Si ces fluctuations semblent ici dues en partie à des transferts, les survies étant vraisemblablement identiques ou voisines pour les oiseaux des colonies d'une même région lors d'une même année, la croissance simultanée de toutes les colonies bretonnes en 1977 (λ allant de 1,11 à 1,38, avec un taux moyen de 1,16), excepté la petite colonie d'Huric où une partie des effectifs se sont transférés sur un site voisin, exclut une telle immigration, d'autant que les colonies situées plus au sud croissent également fortement depuis 1970. Les colonies bretonnes et celle de la Gripperie en Charente Maritime totalisant en 1978 2 360 couples (70 % de l'estimation des effectifs français de 1974), il parait donc tout à fait exclu d'expliquer la croissance de celle de Grand-Lieu par l'immigration.

4. *Maintien des oiseaux sur leurs zones d'hivernage*

Cette éventualité concerne l'année 1963 où l'on ne peut exclure le maintien d'oiseaux adultes sur les zones d'hivernage du fait de la vague de froid intervenue cette année-là.

5. *Proportion de reproducteurs sous-estimée*

La proportion d'immatures se reproduisant peut avoir été sous-estimée dans nos simulations, d'où une potentialité à l'accroissement sous-evaluée malgré l'hypothèse optimiste de 100 % de reproducteurs parmi toutes les classes d'oiseaux adultes. Nous avons testé ce paramètre en comparant 4 simulations du modèle de LESLIE basées sur les différents taux de survie obtenus selon les périodes et les méthodes considérées (cf. fig. 7). On constate que l'augmentation de la survie adulte jusqu'à 75 % (hypothèse très haute) ne permet encore qu'une croissance annuelle modérée de la colonie (λ = 1,07) en l'absence de reproduction des oiseaux d'un an. Celle-ci semble donc probable pour un certain nombre d'oiseaux. Mais il faut que les trois quarts des immatures se reproduisent efficacement pour assurer une croissance de la colonie telle qu'elle a été effectivement observée depuis 1971, toujours avec une survie adulte forte (75 %). L'observation de reproducteurs en plumage immature étant très exceptionnelle, nous l'avons vu, dans les colonies bretonnes, on ne peut envisager que l'hypothèse d'une mue en plumage adulte beaucoup plus précoce que ne l'indiquent les données de la littérature. Nous nous attachons actuellement à vérifier ce point par des marquages visibles à distance (plaques colorées et numérotées aux ailes) effectués sur les jeunes de la colonie bretonne la plus accessible.

(6) Une vérification de ces comptages de la Gripperie semble cependant nécessaire, le recensement effectué en hiver pouvant inclure les nids abandonnés lors de déplacements des noyaux de la colonie.

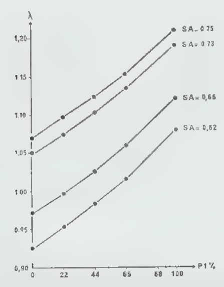


Fig. 7. — Relations entre le taux annuel de progression théorique de la colonie du lac de Grand-Lieu (λ) et la proportion des oiseaux se reproduisant dès leur première année (P1). Le schéma représente 4 simulations du modèle de Leslie selon 4 estimations du taux de survie des oiseaux adultes (S.A.) 62 % (méthode Lebreton, période 1971-1977), 66 % (méthode Cormack, période 1971 1977), 73 % (méthode Cormack, période 1946-1977), 75 % (hypothèse optimiste d'une survie réelle plus forte que la survie maximale calculée) Ces simulations utilisent pour les autres paramètres du modèle les valeurs suivantes : 2,60 jeunes à l'envol (valeur réelle observée dans la colonie entre 1971 et 1977), 100 % des adultes se reproduisant chaque année (oiseaux de 2 ans et plus), immigration et émigration équilibrées ou nulles.

V. — COMPARAISON AVEC LES DONNEES DE LA LITTERATURE

Les données concernant les taux de survie du Héron cendré en Europe, calculées d'après des tables de survie classiques, sont assez nombreuses. La seule donnée française est celle de Bourlière (1947), avec une mortalité de 82 % en première année entre 1925 et 1936, confirmant ce que nous avons obtenu sur cette même période (Marion en prép.). En Scandinavie, Olsson (1958) obtient une mortalité de 67 % en première année, mais une mortalité d'adultes diminuant continuellement avec l'âge (38 %, 31 %, 26 %, 25 % successivement). Verheyen et Le Grelle (1952) signalent une mortalité de 78 % en première année en Belgique. Par contre, Lack (1949) obtient en Angleterre des taux de mortalité rigoureusement identiques aux nôtres : 69 % en première

année, 31 % (constant) pour les années ultérieures. Enfin, HENNY (1972) mentionne pour le Grand Héron bleu américain *Ardea herodias* (vicariant du Héron cendré) une mortalité de 64 % en première année, 36 % en seconde année et 22 % pour les années suivantes (période 1946 à 1965), soit des taux très voisins de ceux des Hérons cendrés de Grand Lieu. Excepté pour la Belgique, les taux de mortalité obtenus sont donc très homogènes au niveau européen.

Cette homogénéité des survies annuelles ne se retrouve cependant pas automatiquement à une échelle plus détaillée. Ainsi, malgré des taux de survie annuels identiques en Angleterre et à Grand-Lieu, la mortalité des immatures s'exerce outre-Manche essentiellement en hiver, alors qu'elle s'exerce surtout en été et en automne à Grand-Lieu (cf tableau 17).

Périodes :	Juin-Septembre	Octobre-Décembre	Janvier-Avril	Mai-Juillet	reprises ultérieures
ANGLETERRE	19,30% (*n*= 39)	23,31% (*n*=38)	40,80% (*n*=51)	13,51% (*n*=10)	31,68% (*n*= 64)
GRAND-LIEU	34,92% (*n*=161)	27,33% (*n*=82)	21,10% (*n*=46)	3,49% (*n*= 6)	36,00% (*n*=166)
	$X2$ = 43,55, *différences hautement significatives*				

TABLEAU 17. — Taux de mortalité saisonniers pour les immatures, de l'émancipation jusqu'aux mois de juillet de l'année suivante, calculés d'après les données de LACK (1949) en Angleterre et les données de ce travail pour le lac de Grand-Lieu.

Il est permis de penser qu'il en est de même pour les mortalités hivernales d'adultes. La mortalité hivernale semble d'ailleurs avoir beaucoup augmenté en Angleterre par rapport aux autres saisons. PRESST et BELL (1973) signalant que les mois de janvier à mars totalisent 60 % des reprises totales de jeunes, sans autres précisions (ce qui ferait une mortalité de 57 % dans ce trimestre en admettant une mortalité annuelle de jeunes de 69 %).

Ces différences très nettes expliquent le rôle du climat hivernal dans la mortalité du Héron cendré en Angleterre, décelée tant dans les effectifs reproducteurs en baisse parfois brutale après chaque hiver rude (LACK 1954) qu'au niveau des taux de mortalité d'immatures (NORTH 1978). LACK (1946), constatant que les effectifs retrouvent leur niveau initial au bout de deux ou trois ans, sans le dépasser, conclut que le facteur régulateur de ces populations doit être le manque de nourriture, particulièrement lors des hivers rigoureux. Il est possible d'expliquer cette action différente du climat entre les deux zones en évoquant les conditions elles-mêmes différentes de cette espèce dans les deux pays. En Angleterre, la densité du Héron cendré étant plus forte qu'en France (5 000 couples en Angleterre et Pays de Galles en 1973, 3 400 en France en 1974), on peut avancer que les lieux de nourrissage sont plus exploités outre-Manche, d'autant que la superficie des grandes zones marécageuses est nettement plus importante en France. De plus, les populations de Hérons cendrés de l'Angleterre, exceptées celles du sud du pays, sont pratique

ment sédentaires (RYDZEWSKI 1956). L'ensemble de la population, répartie sur une aire géographique peu étendue, subit donc grossièrement les mêmes conditions du milieu, et en particulier climatiques. En France, il semble au contraire que le facteur limitant constitué par la nourriture soit moindre. En particulier, la large dispersion des oiseaux entre deux saisons de reproduction (MARION et MARION 1976) minimise au maximum l'influence des vagues de froid localisées et occasionne vraisemblablement une diminution de la compétition alimentaire. On peut ainsi qualifier la population française d'*eurytope* et celle d'Angleterre de *sténotope*. La forte mortalité française en été et en automne montre que la chasse est de plus responsable d'une grande partie des pertes, notamment de jeunes, provoquant un avancement de la période critique et occultant le bénéfice de la migration permettant d'échapper en partie aux rigueurs hivernales en créant en quelque sorte un facteur supplémentaire d'hétérogénéité dans la population.

Cette situation pourrait dans un avenir proche se modifier, lorsque les populations françaises auront atteint le seuil de saturation du milieu. Il est probable qu'à ce moment les facteurs limitants, tels que la nourriture ou des comportements plus ou moins territoriaux induits par l'augmentation nette de la densité des oiseaux, joueront un rôle beaucoup plus grand dans la régulation des populations de Hérons cendrés. L'absence de réduction apparente des mortalités depuis la protection de l'espèce traduit peut-être déjà en partie la mise en place progressive mais rapide de ce nouvel équilibre.

Contrairement aux populations de Grande-Bretagne, qui restent remarquablement stables, la Hollande connaît également un accroissement net des effectifs de Hérons cendrés depuis quelques années (BLOK et WATTEL 1978). Il conviendra de comparer dans l'avenir les différents paramètres démographiques de ces populations et vérifier en particulier le rôle exact joué par la reproduction des immatures.

Enfin, en ce qui concerne les causes de mortalité, signalons le travail d'OLSSON (1958) sur les Hérons cendrés de Scandinavie, qui signale que 58 % des bagues reprises sont dues à la chasse (« tués », « trouvés blessés »...), 33 % des oiseaux trouvés morts, et 7 % des oiseaux capturés, soit des taux relativement voisins de ceux trouvés sur les oiseaux de Grand-Lieu.

VI. — CONCLUSION

La majorité des travaux de dynamique de populations d'oiseaux qui ont été réalisés jusqu'ici à l'aide de tables de survie classiques utilisant les reprises de bagues ont abouti, à part quelques exceptions, à des sous-évaluations parfois importantes des survies dont les valeurs étaient souvent incapables d'assurer le simple maintien de la population étudiée. D'où l'évocation de possibles biais comme la perte prématurée des bagues,

alors que la cause était surtout à rechercher au niveau même des méthodes statistiques employées.

Le Héron cendré fait donc figure d'exception puisque les résultats obtenus par de telles tables concordent avec l'évolution réelle de la colonie étudiée ici, et ce jusqu'en 1965.

La mise au point de nouvelles méthodes statistiques probabilistes, dites à maximum de vraisemblance, a permis d'éliminer les sous-évaluations qui entachaient les travaux d'exploitation des fichiers de bagues, et la plupart des précédentes « énigmes » de démographie des populations d'oiseaux ont pu récemment être résolues. Mais là encore le Heron cendré se distingue par des résultats tout à fait identiques entre ces nouvelles méthodes et les anciennes tables de survie, toujours pour la période antérieure à 1965. La méthode de HICKEY apparait notamment encore d'actualité pour l'exploitation des fichiers de bagues de Hérons cendrés, tout en tenant compte de la correction que nous lui avons appliquée.

Le recul nous manque pour confronter ces deux types de méthodes pour la période tres recente 1971-1977, seules les méthodes probabilistes pouvant être utilisées, les autres nécessitant d'attendre l'extinction pratiquement complète des cohortes. Ce handicap est d'autant plus regrettable que les résultats obtenus avec les méthodes probabilistes montrent un décalage considérable depuis 1971 entre les survies calculées et l'évolution réelle de la colonie etudiée. Ce décalage est tel qu'aucun autre paramètre démographique (immigration, émigration, reproduction des immatures, taux d'envol des nichées), même poussé à des valeurs démesurément optimistes et donc totalement improbables en réalité, ne parvient à l'éliminer. Car les taux de survie obtenus depuis cette date prédisent une décroissance des populations alors que l'on assiste inversement à une croissance très élevée. Cette croissance n'est pourtant pas exceptionnelle, puisqu'elle n'est que la répétition de ce qui s'était produit entre 1954 et 1959, période où les survies calculées permettent à elles seules d'expliquer une telle évolution. Ceci montre d'ailleurs que le taux de survie, et notamment le taux de survie des hérons adultes, est le paramètre le plus important dans la démographie de cette espèce et que l'essentiel des fluctuations d'effectifs lui est dû.

Le Héron cendré se distingue donc sur ce troisième point des résultats actuellement obtenus par des méthodes probabilistes sur les autres espèces d'oiseaux. On est loin en particulier de la précision des analyses qui permettent chez celles-ci de démontrer l'influence et le degré précis d'intervention de chaque variable démographique constituant le modele. Et pourtant, nous l'avons vu, le fichier de bagues des Hérons cendrés de Grand-Lieu semble d'un volume et d'une homogénéité très suffisantes et aucun biais manifeste ne peut y être décelé en dehors des simples hypothèses émises plus haut.

Seules des recherches méthodologiques, permettant en particulier de mesurer le rôle exact du taux de reprise de bagues, ainsi que le rôle d'un mode d'échantillonnage aussi important et complexe que la chasse, permettront de sortir de l'impasse actuelle. Cette contre-performance de l'outil statistique est d'autant plus dommageable que le Héron cendré

est la seule espèce dont l'importance et l'origine du fichier de baguage (1924 à nos jours, comprenant une cinquantaine de cohortes) aurait seul permis parmi toutes les espèces gibiers un suivi démographique précis des conséquences réelles d'une évolution législative complète du statut cynégétique, le Héron cendré étant pendant cette période passé d'espèce nuisible à espèce gibier puis espèce protégée depuis 1975. Si un tel problème n'était pas résolu, à savoir une élimination du biais entraîné par une diminution du taux de reprise consécutive à une moindre pression de chasse, on perdrait toute possibilité d'étudier les conséquences réelles d'une protection d'une espèce gibier, en se privant par conséquent d'un outil indispensable à toute gestion raisonnée du patrimoine cynégétique et naturel. Car on aboutit à un véritable cercle vicieux où tout suivi des conséquences d'une mesure de protection implique d'avoir un taux de reprise constant, alors que l'un entraîne automatiquement la chute de l'autre ! L'exemple du Héron cendré pose donc le problème de la fiabilité des résultats obtenus jusqu'à présent sur des oiseaux gibiers dans le cas de telles fluctuations du taux de reprise. Car, en définitive, il paraît hautement improbable au terme de cette démonstration que l'explosion démographique actuelle du Héron cendré ne soit pas en réalité une conséquence d'une augmentation très él[illegible] des survies, notamment des oiseaux adultes, suite à une protection de l'espèce qui était progressivement passée dans les faits avant la protection officielle intervenue il y a cinq ans, même si les Hérons cendrés tués demeurent encore nombreux. A moins que les fluctuations d'effectifs de cette espèce n'obéissent à une sorte de cycle interne d'expansion et de récession plus ou moins indépendant de facteurs précis du milieu.

REMERCIEMENTS

Les calculs des taux de survie par les méthodes probabilistes et les simulations à l'aide du modèle de LESLIE ont été effectués en compagnie de J.D. LEBRETON, et les simulations concernant la reproduction des immatures ont été réalisées par G. HÉMERY, que je remercie vivement, sans oublier mon frère P. MARION qui m'a accompagné dans toutes mes opérations de recensement et de baguage depuis dix ans et sans l'aide de qui je n'aurais pu mener à bien ce travail.

SUMMARY

Between 1947 and 1977, 9968 young Grey Herons were ringed in the colony of Grand Lieu lake (Loire Atlantique, France). The 625 recoveries are analysed in this study according to two types of population dynamics methods : HICKEY's life table (1952), modified in this study, and the stochastic methods of CORMACK (1970) and LEBRETON (1977, after SEBER 1971). The rings sample is divided in three sub-periods.

For the whole period 1947 77, the CORMACK method gives higher survivals to those obtained by the LEBRETON method (survival during the first year p = 0,40 against 0,35, ulterior survivals, constant q = 0,73 against 0,69). The

method of HICKEY gives the same results as the one of LEBRETON (p = 0,34 q = 0,70).

According to the three sub-periods, p goes from 0.34 in 1947-57 to 0.40 in 1971-77 and q falls from 0.74 in 1947-57 to 0.67 for the following periods (method of CORMACK), but the LEBRETON method gives stable values for p, when q falls constantly (q = 0.74 - 0.66 - 0.62, variation therefore not significative).

The modified method of HICKEY confirms a period of strong survival for birds of over one year in 1956, 1957 and 1958 (q = 0.81 to 0.90), followed by a period of weak survival in 1959, 1960, 1961 and 1962. Those differences were also verified when the two sub-periods 1955-58 (q = 0,76) and 1959-62 (q = 0.63) were analysed by the methods of CORMACK and LEBRETON.

The annual variations of survival between 1954 and 1966 are very small for birds under one year (p = 0.27 to 0,33), but far more stronger for adults (q = 0,55 to 0,90 between 1955 and 1967).

The monthly survival, calculated in this study using unpublished life table, indicates a maximal mortality of birds under one year between July and October (47 %), plainly stronger than during winter (29 % between December and March). The mortality of adults occurs mainly in autumn (October to December) and in March.

The principal cause of mortality is hunting, mainly for the young. No correlation has been observed with the climatic data from the area where 65 % of the recoveries came from. The mortalities during very hard winters (1955-56 and 1962-63) do not distinguish themselves from normal years. These conclusions are in opposition with the observations made untill now for this species, especially in England. The wide winter dispersion of French herons explains their independance towards the temperature.

The second part of this study is a comparison of the obtained results with the real evolution of the colony since a half century, comparison based on simulations by the LESLIE model.

These simulations confirm the evolutions of the abundance made in 1958-1960 (1000 to 1300 pairs), but not those of 1965 (between 300 and 500 pairs instead of 30).

The fixed survivals by class of age calculated by means of the CORMACK and LEBRETON methods do not succeed in explaining the annual rate of increase observed. On the other hand, the survival calculated yearly with the modified HICKEY method truly corresponds to the assumed real evolution of the colony between 1954 and 1957 (cf. scenario 4, fig. 6), i.e. a very strong increase between 1954 and 1959, followed by a quick fall between 1960 and 1965. The winter 1962-63 consequently did nothing but strengthened, at the worst, a processus of preexisting decline of which causes are unknown.

The undervaluation of survivals by means of the two stochastic methods used is very important for the recent period 1971-77, the colony theoretically having to break down when its increase reaches annually the record value of 14 to 17 %. The deviation is such that no explanation can be given to it presently. The possible causes of undervaluation usually raised (loss of ring, chronic emigration, reproduction of immature birds) could not be held here. The hypothesis for an early moult is put forward (adult plumage at one year instead of two, falsifying the observations made on the age of breeding birds), but this hypothesis is still weak.

According to the author, the deviation observed between the statistical results and the real evolution of the colony would come from a very important under-evaluation of the survival of birds of over one year, a widely preponderant parameter in the dynamics of the population of Grey Herons. This undervaluation should be due to a bias of the sampling, mainly based on hunting. The causes of recovery have consequently moved during the period studied (proportion of rings coming from birds killed going from 79 to 38 % between 1947-57 and 1971-77), which provokes an important fall of the rate of recovery (r going from 11 % to 3 %). This bias would be accentuated since the protection of the species in France, which occured in 1975, and eventually

by a likely apprenticeship of the birds, all along their life of the pitfalls due to hunting.

In the end, the spectacular stride of the abundance of Grey Herons observed since the beginning of the 1970's seems to have to be attribuated to a stronger decrease in the hunting pressures, in spite of the impossibility to prove this statement by actual statistical methods.

REFERENCES

ARNAULT, C. (1926). — La Héronnière de Grand-Lieu. *L'Oiseau*, VII : 59-60.

BAUER, K.M., et GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1966). — *Handbuch der Vogel Mitteleuropas*, vol. I. Francfort.

BELLROSE, F.C., et CHASE, E.B. (1950) — Population losses in the Mallard, Black-Duck and Blue-Winged Teal. *Nat. hist. Survey Biol.*, note n° 22 1-27.

BLOK, A., et WATTEL, J. (1978). — Heron boom in Holland. *B.T.O. News*, n° 91 : 6.

BOURLIÈRE, F. (1947). Quelques remarques sur la longévité dans la nature du Freux et du Héron cendré. *L'Oiseau et R.F.O.*, 17 : 178-185.

CORMACK, R.M. (1970). — Statistical appendix to Fordham's paper. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 24-27.

CRAMP, S., et SIMMONS, K.E.L. (1977). — *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*, vol. I. Oxford University Press.

FORDHAM, R.A. (1970). — Mortality and population change of Dominican Gulls in Wellington New-Zealand. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 13-24.

HALDANE, J.B.S. (1953). — Some animal life tables. *J. Inst. actuaries*, 79 : 83-89

HENNY, C.J. (1972). — An analysis of the population dynamics of selected avian species. *Wildl. Res. Rep.* n° 1, U.S. Fish and Wildl. Service, Washington, D.C. : 99 p.

HICKEY, J.J. (1952). — Survival studies of banded birds. *U.S. Fish and Wildl Service, Spec. Sc. Rep. Wildl.* n° 15, Washington, D.C. : 177 p.

KNABE, G. (1938). — Ostpreussische Fischreihersieldlungen und der Zug ostpreussischer Fischreiher (*Ardea cinerea*) auf Grund sechsjahriger Bestandsaufnahmen und Beringungsergebnisse nach dem. *Stand Schr. Phys. Okon. Ges. Königsberg*, 70 : 9-52.

LACK, D. (1946). — The balance of population in the Heron. *Brit. Birds*, 39 : 204-206.

LACK, D. (1949). The apparent survival rate of ringed Herons. *Brit. Birds*, 42 : 74-79.

LACK, D. (1954). The stability of the Heron population. *Brit. Birds*, 67 : 111-121.

LEBRETON, J.D. (1974). *Quelques modèles en temps discret de la dynamique des populations. Application à la Mésange charbonnière et au Fuligule milouin.* Thèse spécialité, Lyon : 28 p.

LEBRETON, J.D. (1977). — Maximum likehood estimation of survival rates from bird-band returns : some complements to Age-dependant methods. *Biométrie-Praximétrie*, 17 : 145-161.

LEBRETON, J.D. (1978). Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de Cigogne blanche (*Ciconia ciconia* L.) en Europe occidentale, *in* LEGAY et TOMASSONE (ed.), *Biométrie et Ecologie*, Société franç. de Biométrie 277-343.

LEBRETON, J.D. (1980). Quelques aspects et perspectives des méthodes de modélisation de la dynamique des populations d'oiseaux. *L'Oiseau et R.F.O.*, 50 : 179-204.

LEBRETON, J.D., et ISENMANN, P. (1976). Dynamique de la population camarguaise de Mouette rieuse : un modèle mathématique. *Terre et Vie*, 30 : 529-549.

LESLIE, P.H. (1945). On the use of matrices in population mathematics. *Biometrica*, 33 : 183-212.

MARION, L. (1976). — *Contribution à l'écologie des populations de Hérons cendrés* Ardea cinerea *L. en Bretagne.* D.E.A. d'Eco-Ethologie, Rennes : 108 p.
MARION, L. (1979 *a*). — La croissance corporelle du Héron cendré *Ardea cinerea* L. en Bretagne. Approche de sa signification écologique. *L'Oiseau et R.F.O.*, 49 : 1-30.
MARION, L. (1979 *b*). — *Stratégies d'utilisation du milieu des colonies de Hérons cendrés* Ardea cinerea *L. en Bretagne.* Thèse de Doctorat de 3e cycle d'Eco-Ethologie, Rennes : 348 p.
MARION, L. (1980). — Historique et évolution récente des colonies armoricaines de Hérons cendrés *Ardea cinerea* L. *Alauda*, 48 : 33-50.
MARION, L., et MARION, P. (1976). — Contribution à l'étude écologique du lac de Grand-Lieu. *Bull. H.S. Soc. Sc. Nat. Ouest France :* 611 p.
MILSTEIN, P. LE S., PRESST, I., et BELL, A.A. (1970). — The breeding cycle of the Grey Heron. *Ardea*, 58 : 171-257.
NORTH, P.M. (1978). — *Relating Heron survival rates to winter weather conditions.* Doc. polyc., Math. Institute, Univ. of Kent, Canterbury.
OLSSON, V. (1958). — Dispersal, migration, longevity and death causes of *Strix aluco, Buteo buteo, Ardea cinerea* and *Larus argentatus. Acta Vertebratica*, 1 : 91-189.
OWEN, D.F. (1959). — Some aspects of the behaviour of immature herons, *Ardea cinerea*, in the breeding season. *Ardea*, 47 : 187-191.
PRESST, I., et BELL, T. (1973). — Life in a heronry. *Birds*, 4 (12) : 316-321.
RYDZEWSKI, W. (1956). — The nomadic movements and migrations of the European Common Heron *Ardea cinerea* L. *Ardea*, 44 : 71-188.
SEBER, G.A F. (1971). — Estimating age-specific survival rates from bird band returns when the reporting rate is constant. *Biometrika*, 58 (3) : 491-497.
SEBER, G.A.F. (1972). — Estimating survival rates from bird-band returns. *Wildl. Manag.*, 36 (2) : 405-413.
TAMISIER, A. (1972). — *Etho-écologie des Sarcelles d'hiver* (Anas c. crecca *L.*) *pendant leur hivernage en Camargue.* Thèse Doctorat d'Etat, Montpellier : 157 p.
VERHEYEN, R., et LE GRELLE, G. (1952). — Interprétation des résultats de baguage relatifs au Héron cendré (*Ardea cinerea*), au Vanneau (*Vanellus vanellus*) et à la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*). *Le Gerfaut*, 42 : 214-222.
VIRÉ, F. (1956). — Un record de longévité chez un Héron cendré. *Proc.-verb. Soc. Sc. Nat. Tunis*, (4-5) : 37-40.

Chaire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
36, rue Geoffroy St-Hilaire,
75005 Paris.

Dynamique de population de Perdrix grises (*Perdix perdix*) : Analyse de facteurs-clé

par Marcel BIRKAN

Cette publication a pour but de présenter une méthode d'analyse des données relatives à la dynamique de population de Perdrix grise, *Perdix perdix* L., appelée en Angleterre « key-factors analysis » ou analyse de facteurs-clé. Cette méthode est mal connue en France et c'est la première fois que le lecteur français a l'occasion de s'informer sur une application à une espèce-gibier.

Le terme de « facteur clé » a été introduit par MORRIS (1959) et désigne un facteur de mortalité (ou de survie) qui provoque une mortalité variable et est le principal responsable des variations des effectifs de populations au cours de générations successives.

L'analyse des facteurs clé a surtout été employée pour des générations annuelles d'insectes, en particulier par VARLEY et GRADWELL (1960, 1970). En 1967, SOUTHWOOD (BLANK *et al.* 1967) a eu l'idée d'appliquer cette analyse aux données recueillies sur les populations de Perdrix de Damerham (Hampshire, Angleterre) de 1949 à 1959 (BLANK et ASH 1962). PODOLER et ROGERS en 1975 et MANLY en 1977 ont repris ces mêmes données et utilisé des méthodes mathématiques différentes. Nous nous proposons de faire la synthèse critique de leurs travaux.

1. — PRÉSENTATION DU PROBLÈME : DYNAMIQUE DE POPULATION DE PERDRIX GRISES

La variation des effectifs des individus d'une population de Perdrix suit un cycle annuel (fig. 1). Le minimum est atteint avec les oiseaux survivants à la fin de l'hiver et au début du printemps. Fin avril et début mai, avec la formidable capacité de ponte de l'espèce (14 œufs

par poule), l'effectif est à son maximum. Puis, c'est la chute progressive jusqu'en septembre au cours de l'incubation des œufs, de l'éclosion et de l'élevage des jeunes. A partir de septembre, la chasse et les autres pertes hivernales accentuent la baisse jusqu'au printemps suivant.

Ce cycle se répète d'année en année avec des amplitudes variables (fig. 1). Mis à part la fluctuation annuelle vue précédemment, on met en évidence au bout de quelques années l'évolution de la population soit une augmentation, soit une diminution, soit une stagnation.

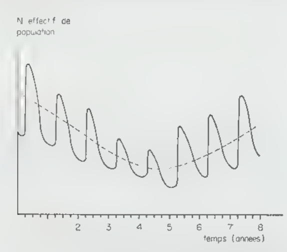


Fig. 1. — Evolution théorique au cours des années du cycle annuel des effectifs de population de Perdrix grise (année de janvier à décembre).

L'objectif d'une analyse de dynamique de population est de définir quels sont les facteurs qui sont à l'origine de cette évolution. Autrement dit, on recherche les facteurs dits « clé », car susceptibles de donner une clé pour prédire l'effectif futur de la population.

Comme les cycles annuels se répètent, l'idée est de rechercher quelles sont les parties du cycle annuel qui sont responsables de la variation de la population au cours des années.

2. — L'analyse des facteurs-clé par la méthode logarithmique

On considère une espèce animale qui a une génération par an. Chaque génération se divise en n stades de développement.

Soit : N_0 le nombre d'animaux au début du 1er stade du cycle,
N_j le nombre d'animaux survivants à la fin du jme stade,
p_j le pourcentage de survie entre le stade (j-1) et le jme stade,
N_n l'effectif de la population à la fin du cycle,

on peut écrire :

$$N_n = N_o \times p_1 \times p_2 \times \ldots \times p_j \times \ldots \times p_n$$

$$\log N_n = \log N_o + \log p_1 + \log p_2 + \ldots + \log p_j + \ldots + \log p_n$$

$$\log N_n - \log N_o = \log p_1 + \log p_2 + \ldots + \log p_j + \ldots + \log p_n$$

$$S = s_1 + s_2 + \ldots + s_j + \ldots + s_n$$

On obtient ainsi une variable S qui est représentative de la survie totale au cours du cycle annuel, somme des s, représentatives des survies partielles au cours des divers stades.

On peut répéter la même opération pour tous les cycles annuels. L'analyse des facteurs-clés consiste à comparer les valeurs de s_j avec les valeurs de $S = \Sigma s_j$ pour les différents cycles.

Les divergences entre les divers auteurs portent sur le *mode de comparaison* entre s_j et S. Certains observent la corrélation entre s_j et S, d'autres le coefficient de régression de S sur s_j, ou de s_j sur S, d'autres enfin font des calculs particuliers de variances et de covariances.

3. — Application de l'analyse des facteurs-clé a la dynamique de population de Perdrix grises a Damerham

A. — *Les données*

Pendant onze années Blank et Ash (1962) ont minutieusement récolté les données relatives à la population de Perdrix grise de Damerham.

Le domaine de chasse de Damerham couvre près de 1 450 ha sur un sol de craie à une altitude de 60 à 90 m. C'est une zone de cultures partagées entre des céréales et des prairies temporaires et artificielles. Au cours de la période d'étude, le rapport surfaces en céréales / surfaces en prairies a varié de 1,3 à 2,2.

La population de Perdrix a été recensée en mars, en septembre et en décembre. Le recensement de septembre est une extrapolation à partir d'un échantillon représentant le tiers ou la moitié de la population de mars. En outre, 60 % à 70 % des nids des couples présents ont été trouvés. C'est dire si on est là en présence de données exceptionnelles.

La densité en couples pour 100 ha a varié de 18 à 42 avec une moyenne de 32. Le rapport jeunes de 6 semaines / vieux a varié de 0,5 à 4.

Il faut ajouter, pour en terminer sur ces données, que la chasse était particulièrement bien gardée par cinq gardes (d'où : contrôle des prédateurs, répression du braconnage, entretien des zones de refuge, système de protection des nids, etc.) et que le domaine a toujours été chassé au moyen d'un plan empirique de chasse. Ce plan consistait à chasser le surplus d'oiseaux en tenant compte d'une disparition hivernale de 40 % et d'une densité optimale de couples au printemps de 40 couples pour 100 ha. Le plan de chasse a été plus ou moins bien respecté en fonction des conditions de chasse (intempéries, distribution des couverts).

B. — *L'analyse de* SOUTHWOOD

A partir des travaux sur le terrain de BLANK et ASH, SOUTHWOOD a divisé le cycle de vie annuel de la Perdrix en dix stades depuis le stade « *œuf à la ponte* », jusqu'au stade « *adulte en mars* », et défini neuf survies partielles entre ces divers stades, s_1 à s_9 :

— s_1 correspond à la différence entre le potentiel de ponte une année donnée et le potentiel de ponte maximum observé sur l'ensemble des années de la période d'observation ;

— s_2 correspond à ce qui reste après les pertes dues au remplacement des premiers nids détruits par des deuxièmes nids avant un nombre d'œufs par nid inférieur ;

— s_3 correspond à ce qui reste après les pertes dues à l'infertilité des œufs et la mortalité embryonnaire (perte à l'éclosion) ;

— s_4 correspond à ce qui reste après les pertes de nids non remplacés ;

— s_5 correspond à ce qui reste après les pertes de jeunes entre le stade « *poussin à l'éclosion* » et le stade « *jeune à six semaines* » ;

— s_6 correspond à ce qui reste après les pertes dues à la chasse ;

— s_7 correspond à ce qui reste après les pertes « naturelles » (autres que chasse : émigration, prédation, accidents) entre le stade « *jeune à 6 semaines en août* » et le stade « *adulte en décembre* » ;

— s_8 correspond à ce qui reste après les pertes « naturelles » entre le stade « *adulte en décembre* » et le stade « *adulte en mars* » ;

— s_9 correspond à la différence entre le nombre d'adultes en mars et le nombre d'adultes accouplés (excès de coqs).

Pour comparer les diverses valeurs des s_j et des S au cours des diverses années d'observation, SOUTHWOOD utilise *la méthode graphique* c'est-à-dire qu'il compare les courbes de variation au cours du temps de S et des s_j (en réalité il compare la mortalité totale K aux mortalités partielles kj, mais pour l'homogénéité de l'exposé, nous avons gardé les survies, ce qui revient au même). La figure 2 montre que c'est la courbe de la survie des jeunes entre l'éclosion et l'âge de six semaines (s_5) qui épouse le mieux la courbe de la survie totale. SOUTHWOOD calcule en outre, un coefficient de corrélation entre s_5 et S : $r = 0{,}72$. La conclusion de SOUTHWOOD est que la survie des jeunes est le facteur démographique majeur responsable des fluctuations de la survie totale annuelle, donc le « facteur-clé ».

C. — *Les autres analyses*

A partir des mêmes données de BLANK et ASH, PODOLER et ROGERS (1975) ont calculé le coefficient de régression de s_5 en S : $b = 0{,}85$ et

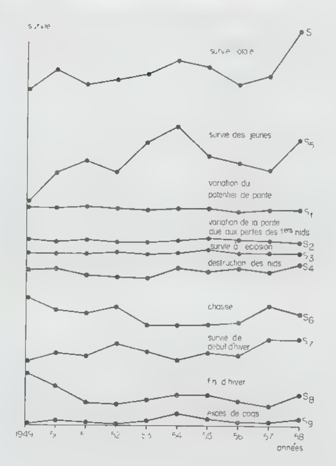


Fig. 2. — Comparaison entre l'évolution de la survie totale annuelle S et des survies partielles (s_1 — s_9) au cours des dix années d'étude à Damerham (d'après BLANK *et al.*, 1967).

conclu que le « facteur clé » était la survie des jeunes jusqu'à l'âge de six semaines.

MANLY (1977) propose une équation permettant de déterminer le « facteur-clé responsable des fluctuations de la population ». Il part de la méthode logarithmique et développe un modèle qui donne la *variance* de log N_n c'est-à-dire qui montre la variation de l'effectif de la population à la fin du cycle de vie en fonction de la variation de l'effectif initial, de la variation au hasard des valeurs s_i et de la dépendance vis-à-vis de la densité des valeurs s_j. Nous reviendrons dans la discussion sur cette dépendance.

TABLEAU 1. — Pourcentage de modification de la variance de la survie annuelle totale lorsque chacune des survies partielles est maintenue constante.

Maintenu constant	Modification de Var (S) %
s_1	0
s_2	0
s_3	0
s_4	0
s_5	+ 16
s_6	+ 14
s_7	+ 4
s_8	— 46
s_9	— 6

MANLY analyse la modification introduite dans la variance de log N_n (et par suite dans la survie totale S) lorsqu'une des variables s_i est maintenue constante. Le résultat est donné par le tableau 1. Ce tableau montre l'importance primordiale de s_8, c'est-à-dire de *la survie entre décembre et mars* et les importances secondaires de s_5 (survie des jeunes jusqu'à l'âge de six semaines) et de s_6, (chasse). Pour MANLY, s_5 n'est pas le facteur-clé responsable des fluctuations de la population

4. — DISCUSSION

On peut, en premier lieu, discuter le découpage en « tranches de saucisson » du cycle de vie de la Perdrix opéré par SOUTHWOOD. Il découpe 9 tranches. En réalité, compte tenu des investigations réellement effectuées sur le terrain, on ne peut guère distinguer que cinq stades : le stade œuf à la ponte, le stade poussin à l'éclosion, le stade jeune à 6 semaines, le stade adulte en décembre et le stade adulte en mars. La distinction entre les survies s_1, s_2, s_3 et s_4 est partiellement spéculative, de même que leur évaluation. D'ailleurs, une partie non négligeable de ces survies est relativement constante, telle que la potentialité de ponte ou les taux d'infertilité et de mortalité embryonnaire. C'est ce qui explique, entre autre, le rôle négligeable de ces survies sur la survie totale, une certaine constance de la prédation sur les poules couveuses et les nids étant sans doute due, par ailleurs, au contrôle étroit des prédateurs (renard en particulier). Une autre objection est que l'on a du mal à distinguer dans le temps les pertes dues à la chasse et les pertes « naturelles », les deux actions ayant lieu simultanément.

En deuxième lieu, il faut tenir compte du problème de la dépendance de la survie vis-à-vis de la densité de population. En effet, on peut se demander si tel facteur ne serait pas régulateur de la population, c'est-à-dire s'il n'aurait pas tendance *automatiquement* à réduire la population quand elle augmente (et inversement). Autrement dit on n'aurait pas là un facteur-clé indépendant de la densité de la population, mais seulement un facteur régulateur dépendant de la densité de population. SOUTHWOOD a bien vu le problème et il a examiné les relations entre

les valeurs de s_i et les logarithmes des effectifs de population sur laquelle la survie agit (par exemple : survie de l'éclosion jusqu'à six semaines et effectif de population à l'éclosion). Il a trouvé que la survie des jeunes de l'éclosion jusqu'à six semaines (s_5), la survie au cours de l'hiver (s_7 et s_8) et la survie après la chasse (s_6) sont dépendantes de la densité. SOUTHWOOD explique que la survie des jeunes est pour une part (51 % de la variance de la survie des jeunes) régulatrice de la population et pour une autre part (prépondérante sur l'ensemble des autres survies au cours du cycle annuel), le facteur-clé modifiant la population d'une façon indépendante de la densité. Il faut avouer que la démonstration n'est pas entièrement convaincante. C'est pourquoi, le modèle de MANLY paraît plus séduisant car il prend en compte le problème de la dépendance vis-à-vis de la densité MANLY n'établit pas des pentes de régression entre logarithmes d'effectifs, mais introduit dans la formule S Σs_i une équation pour chaque s_i, où intervient une variable aléatoire indépendante de l'effectif. Il n'en reste pas moins vrai que le découpage des stades reste arbitraire et, comme l'indique LEBRETON (1979) : « on ne peut traiter des effectifs successifs, résultant d'un processus aux interdépendances complexes, comme un simple echantillon de variables aléatoires indépendantes ».

5. — CONCLUSION

On a donc vu qu'à partir des mêmes données de terrain, les interprétations des biométriciens, ou assimilés, ont été diamétralement opposées. Cela n'aurait eu qu'une importance anecdotique, mais ces interprétations ont été le point de départ de recherches approfondies. Sur la foi que le « facteur-clé » de variation des populations de Perdrix était la survie entre l'eclosion et l'âge de six semaines, un programme de recherches poussées a été mis sur pied en Angleterre pour déterminer ce qui, dans cette période, était déterminant (comme la nourriture, le climat, l'habitat ou la prédation).

Heureusement, après quelques années, les Anglais se sont bien rendu compte qu'ils s'étaient engagés dans une impasse et ils se sont mis à etudier aussi les autres périodes. Actuellement ils ont construit un modèle, non encore publié, mais dont l'utilisation fait apparaître non seulement le rôle des pertes de jeunes, mais aussi celui des pertes de nids et de poules couveuses par prédation, celui du mode de chasse et celui des pertes hivernales (POTTS 1978).

En particulier, au cours des pertes hivernales, un rôle prépondérant est attribué au comportement différentiel des jeunes poules et des vieilles poules dans la formation des couples : plus la proportion des jeunes parmi les poules est grande, plus grand est le nombre de couples formés et moindre les pertes hivernales indépendamment des autres facteurs (climat, distribution des couverts, etc.). C'est un résultat relativement surprenant, mais il rejoint celui que j'avais obtenu sur les rapports du sex-ratio et de l'âge-ratio (BIRKAN 1977) et réhabilite à la fois les pertes

hivernales et, dans les pertes hivernales, le rôle de la dispersion et du comportement différentiel des individus.

SUMMARY

This study presents a key-factors analysis used for population dynamic of Grey Partridge, *Perdix perdix*. Data has been collected between 1949 and 1970 by BLANK and ASH (1962) at Damerham (England) and analysed successively by BLANK *et al.* (1962), PODOLER and ROGERS (1975) and MANLY (1977). The partridge life cycle is divided into ten stages to which nine survivals correspond. Each partial survival is compared with the total annual survival for the several observed years. The analysis are based on population size logarithm calculation. According to BLANK *et al*, and to PODOLER and ROGERS, using graphic-method and regression-coefficient calculation, the survival of the chicks in the first five weeks of life is the key-factor. After MANLY, using variances and covariances of survivals, the key-factors causing population change are first, the survival between december and march, and in the second place the survival of chicks and the shooting. These contradictory results are discussed, namely the distinction between different stages and the density dependance. The necessity of finding a better analysis method is pointed out. Up to day studies show the roles of nests losses, of incubating-hen losses, of type of shooting and of winter losses with special impact of the behaviour linked with sex ratio and age-ratio.

REFERENCES

BIRKAN, M. (1977). — Analyse des tableaux de chasse de perdrix (*Perdix perdix* L. et *Alectoris rufa* L.). Courbes d'éclosion, structure et dynamique des populations, plan de chasse. *In :* PESSON, P., et BIRKAN, M., *Ecologie du petit gibier et aménagement des chasses :* 55-77. Gauthier-Villars, Paris.

BLANK, T.H., et ASH, J.S. (1962). — Fluctuations in a partridge population. *In The exploitation of natural animal populations :* 118-133. Blackwell, Oxford.

BLANK, T.H., SOUTHWOOD, T.R.E., et CROSS, D.J. (1967). — The ecology of the partridge. I. Outline of population processes with particular reference to chick mortality and nest density. *J. anim. Ecol.,* 36 : 549-556.

LEBRETON, J.D. (1980). — Quelques aspects et perspectives des méthodes de modélisation de la dynamique des populations d'oiseaux. *L'Oiseau et R.F.O.,* 50 : 179-204.

MANLY, B.F.J. (1977). — The determination of key factors from life table data. *Oecologia* (Berl.), 31 : 111-117.

MORRIS, R.F. (1959). — Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology,* 40 : 580-588.

PODOLER, H., et ROGERS, D. (1975). — A new method for the identification of key-factors from life-table data. *J. Anim. Ecol.,* 44 : 85-114.

POTTS, G.R. (1978). — The effects on a partridge population of predator control, insect shortages, different shooting pressures and releasing reared birds. *The Game Conserv. Ann. Rev. for 1977,* 9 : 75-83.

VARLEY, G.C. et GRADWELL, G.R. (1960). — Key-factors in population studies. *J. Anim. Ecol.,* 29 : 399-401.

VARLEY, G.C., et GRADWELL, G.R. (1970). — Recent advances in insect population dynamics. *Ann. Rev. Ent.,* 15 : 1-24.

Laboratoire de la Faune Sauvage et de Cynégétique,
Institut National de la Recherche Agronomique,
78350 Jouy-en-Josas.

Succès de reproduction et mouvements des colonies de Mouette rieuse en Forez

(Résumé)

par Jean Dominique LEBRETON et Philippe LANDRY

Les colonies de Mouettes rieuses *Larus ridibundus* du Forez (département de la Loire) ont été recensées de 1976 à 1979. En outre, la fécondité de chaque colonie a été relevée selon un indice semi-quantitatif (0,1 ou 2) au cours de la même période.

Les 6 000 couples nicheurs sont répartis en environ 25 colonies ; une seule dépasse 1 000 couples, celle de l'étang de la Ronze, avec 2 [illegible]00 couples, qui a fait l'objet d'une étude détaillée (J.-D. LEBRETON et P. LANDRY, 1979, *Gerfaut*, 69 : 159-194). Parmi les colonies qui se reproduisent avec succès, les plus importantes numériquement ont la plus forte fécondité. Mais environ 11 % des colonies éprouvent un échec total de la reproduction, notamment à cause de montées d'eau provoquées sur les étangs au printemps dans l'espoir d'augmenter la productivité en poissons, mais aussi à cause de destructions directes.

Les oiseaux des colonies qui subissent un tel échec se déplacent l'année suivante vers d'autres étangs proches. Dans le cas d'échecs partiels de la reproduction, des mouvements d'une partie des oiseaux semblent avoir lieu.

Les échecs ont lieu exclusivement sur des sites nouvellement utilisés et sur des colonies dont les effectifs sont en décroissance, et non sur les sites abritant des colonies jusque-là stables ou en augmentation. Cela suggère une saturation des sites favorables.

La discussion porte sur la valeur adaptative de cette stratégie de mouvements pour une population confrontée à un ensemble de sites de valeur variable, sur le caractère dépendant de la densité des échecs de reproduction, et sur leur effet réel sur la dynamique de la population. Les mécanismes individuels susceptibles d'expliquer la mémoire des échecs et les mouvements qui en résultent sont également discutés.

J.-D. L. : *Laboratoire de Biométrie, Université Lyon-I, 69622 Villeurbanne Cedex.*

Ph. L. : *O.N.C., Saint-Benoist, 78610 Le Perray-en-Yvelines.*

Dynamique et gestion de la population de Goéland argenté (*Larus argentatus*) en Bretagne

(Résumé)

par Gilles CAMBERLEIN et Denis FLOTE

Dans les dix dernières années sont apparus en Bretagne plusieurs problèmes liés à l'expansion démographique du Goéland argenté, problèmes concernant d'autres espèces d'oiseaux marins et certaines activités humaines. C'est pourquoi la Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne poursuit depuis 1977 une étude de dynamique et de gestion de la population de Goélands argentés en Bretagne, financée par le Ministère de l'Environnement.

Au début du XIXe siècle le Goéland argenté avait une population nicheuse bien représentée en Bretagne. Vers 1850 elle commença à décliner du fait d'activités humaines destructrices, et elle avait presque disparu au début du XXe siècle. A partir de 1920 des mesures de protection au niveau européen ont permis un nouvel essor, l'accroissement des ressources alimentaires après la dernière guerre se traduisant par de meilleures conditions de survie. De 1955 à 1978 la population bretonne s'est fortement accrue, passant de 6 000 à 50 000 couples nicheurs.

Le taux annuel moyen de croissance est passé de 10,8 % pour la période 1955-1965 à 8,3 % de 1965 à 1970 et à 7,7 % de 1970 à 1978. La croissance varie fortement d'une colonie à l'autre. Des cas de reproduction en milieu urbain constituent le plus récent développement de ce processus d'expansion. Quelques nidifications isolées furent observées dans les dernières années à Morlaix, St Brieuc et St-Servan. A St-Malo 70 couples de Goéland argenté et 6 à 7 couples de Goéland brun ont été recensés en 1980 sur les toits de la vieille ville et les premières installations remonteraient à 1970.

Le nombre moyen de jeunes à l'envol produit par couple, calculé au cours de deux années sur deux colonies bretonnes, varie de 1,4 à 1,7.

L'analyse des reprises d'oiseaux de première année bagués à deux époques différentes (1958-60 et 1974-78) donne un taux de reprise brut de 2,23 ± 0,48 % pour la période ancienne, et de 1,35 ± 0,30 % pour la période récente. Les paramètres intervenant dans le facteur reprise sont

détaillés et leur évaluation entre les deux époques est discutée. Ils interviennent au niveau du :

— taux de mortalité des oiseaux de première année,
— taux de découverte d'oiseaux morts bagués,
— taux de transmission des données par le public.

Le maximum du taux de reprise se situe dans les *trois mois consécutifs à l'envol* et ce pour les deux époques (1) considérées (1958-60 et 1974-78). Pour la même période (2) des trois premiers mois, le taux de reprise de l'époque récente est au moins égal et peut-être plus fort que celui de l'époque ancienne ; ceci est vérifié indépendamment d'un taux de découverte accru (augmentation de l'affluence touristique). Cette période de l'année correspond à une faible dispersion des juvéniles, identique pour les deux époques.

A ce maximum des trois premiers mois de vie juvénile succède une diminution brutale des taux de reprise pour les deux époques. Au cours des trois mois suivants, on observe un taux de reprise significativement plus faible en 1974-78 qu'en 1958-60. De cette date à la fin de la première année, on observe une évolution identique à la précédente mais plus faible entre les deux époques. Au cours de ces deux dernières périodes de la vie juvénile, la dispersion est significativement plus forte en 1958-60 qu'en 1974-78.

Sur le plan biologique l'interprétation serait la suivante. Après l'envol, les juvéniles s'éloignent peu de leurs colonies d'origine ; ils doivent affronter la compétition alimentaire des adultes qui tendent à les exclure des lieux d'alimentation les plus riches ; leur inexpérience en matière de technique d'alimentation joue en leur défaveur. Ceci explique la forte mortalité après l'envol et son accroissement lorsque la population d'adultes augmente. Par la suite, ayant acquis un peu d'expérience, ils survivent mieux mais, la quantité de nourriture étant encore insuffisante en 1958-60, ils sont obligés d'élargir leur prospection géographique, entraînant ainsi des dépenses énergétiques supplémentaires, causes de mortalité. Par contre en 1974-78, la densité des ressources alimentaires ayant augmenté, les juvéniles se dispersent moins et leur mortalité baisse. Ce phénomène se poursuit pendant l'hivernage mais la mortalité diminue encore avec l'acquisition de l'expérience. Une diminution de la dispersion pourrait également être liée à un phénomène d'exclusion géographique exercé par les sous-populations voisines dont les effectifs ont augmenté.

Les espèces d'oiseaux marins de Bretagne menacées par l'expansion du Goéland argenté sont les sternes, le Macareux et peut-être le Pétrel tempête et le Puffin des Anglais. Le statut des sternes étant particulièrement préoccupant — forte diminution des effectifs nicheurs dans les 10 dernières années et dispersion de certaines espèces dans des milieux défavorables à la reproduction — l'élimination de goélands nicheurs a été entreprise depuis 1978 sur 11 îles ou îlots favorables aux sternes ou

(1) Le terme *époque* fait référence aux années de baguage des oiseaux étudiés : 1958-60 (époque ancienne), 1974-78 (époque récente).
(2) Le terme *période* fait référence au découpage chronologique de l'année

bien encore occupés par elles. Il faut répéter l'opération plusieurs années de suite pour obtenir le résultat escompté.

Dans certaines baies d'élevage mytilicole de Bretagne, le Goéland argenté effectue une forte prédation sur les jeunes moules, compromettant ainsi la production à venir. Un gardiennage au fusil effectué par un personnel spécialement formé a été mis en place depuis 1978. Il a permis une nette amélioration de la situation. L'effarouchement acoustique, méthode prometteuse, est actuellement en expérimentation.

Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne.

Ecole des Quatre Moulins, 186, rue A. France, 29200 Brest.

Dynamique d'une population d'Hirondelles rustiques, *Hirundo rustica* L., dans l'est de la région parisienne

par Guy JARRY

Cette étude constitue le préambule à une série de travaux réalisés dans le nord du département de Seine-et-Marne de 1973 à 1979 portant sur l'étho-écologie de la reproduction et la dynamique d'une population d'Hirondelles rustiques. Ces travaux furent exécutés au titre du Programme National de Recherches Ornithologiques conduit par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux.

DUREE ET AIRE GEOGRAPHIQUE DE L'ETUDE

C'est en 1973, que mes premières recherches commencèrent, mais seulement à titre préliminaire ; elles furent conduites selon un protocole rigoureux et avec assiduité de 1974 à 1979. Le secteur d'étude retenu se situe aux confins de la Brie du nord et de l'Orxois, deux régions naturelles séparées par le cours de la Marne (fig. 1). Sa superficie est évaluée à 94 km², renfermant 35 localités (bourgs, villages, hameaux, fermes et maisons isolées) (fig. 2). Par le caractère diversifié des paysages (plaines agricoles, zones bocagères, forêts, milieux fortement urbanisés, etc.), des activités agricoles et de l'importance des localités où nichent les Hirondelles, ce secteur d'étude renferme la plupart des différents paramètres écologiques représentatifs de cette région.

METHODOLOGIE

De la fin du mois d'avril jusqu'à la mi-septembre, toutes les localités comprises dans le périmètre d'étude ont été régulièrement prospectées au rythme d'une visite tous les 10 à 15 jours. L'ensemble des sites de

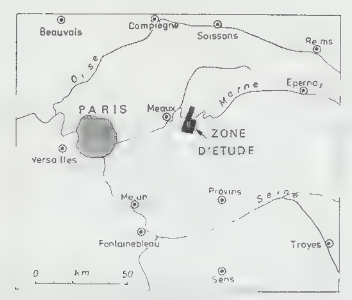


Fig. 1. — Localisation géographique de la zone d'étude.



Fig. 2. - Etendue de la zone d'étude et localités dans lesquelles la reproduction de l'Hirondelle rustique a été suivie pendant 8 années consécutives (points noirs).

nidification a pu être ainsi répertorié et suivi. A chaque visite le contenu des nids a été noté, et la quasi totalité des poussins a été baguée. Les poussins ont été marqués par une bague du C.R.B.P.O. peinte d'une couleur différente chaque année. Il a été procédé de même pour le marquage des individus nicheurs sur qui une bague supplémentaire en celluloïd coloré a été ajointe, permettant la reconnaissance individuelle.

En outre, un effort tout particulier a été déployé pour la recapture des nicheurs, effort qui fut maintenu tout au long de la période d'etude.

RESULTATS

Sans entrer dans le détail concernant la fécondité des couples nicheurs, qui fera l'objet d'un travail à paraître, le tableau 1 synthétise les bilans annuels de la reproduction. Il me parait important de souligner ici que les résultats obtenus pour chacune des 3 nichées annuelles relèvent d'observations suivies établissant d'une manière formelle le rang de chaque nichée.

1) *Première nichée* : Nous constatons une légère différence entre les moyennes annuelles des premières pontes complètes. Celles-ci sont comprises entre 4,41 œufs par nid (en 1977) et 4,78 (en 1974). De semblables résultats ont été obtenus en Belgique (HERROELEN 1957) avec une fourchette allant de 4,39 à 4,74 œufs par nid, au Danemark (MÖLLER 1974) avec une moyenne de 4,75 œufs par nid et enfin en France (HÉMERY *et al.* 1979) avec une moyenne « française » de 4,64 œufs par nid.

En revanche, en Anjou (GYS et CORMIER 1978), l'importance moyenne des premières pontes est sensiblement inférieure : 4,31 œufs, de même qu'en Bavière (BUXTON 1946) : 4 œufs. Par ailleurs, les travaux conduits par LÖHRL et GUTSCHER (1973) dans le Bade-Württemberg montrent que les moyennes annuelles varient entre 4,7 et 5 œufs par nid, valeurs supérieures à celles relevées en Seine-et-Marne.

2) *Seconde nichée :* L'importance des pontes complètes en seconde nichée a une valeur moyenne annuelle comprise entre 3,92 œufs par nid (en 1976) et 4,56 (en 1975). Ces valeurs sont proches de celles que rapporte MÖLLER (*op. cit.*) mais, en général, supérieures à celles que les auteurs cités précedemment mentionnent. Les couples ayant effectué avec succès une première nichée et, pour certains, une nichée de remplacement suite à la destruction de la première, entreprennent une seconde nichée dans une proportion variant, selon les années, entre 52,89 % et 69,53 % (tabl. 2).

A titre comparatif, les études conduites à l'étranger montrent que cette proportion varie de 60 % à 95 % en Allemagne, de (39 %) 75,55 % à 87,76 % au Danemark et de 67 % à 76 % en Pologne.

TABLEAU 1. Fécondité, réussite des différentes nichées et productivité annuelle majeure

	1ère nichée						2ème nichée						3ème nichée							
	Nombre de [illegible]	N̄ d'oeufs/nid	N̄ de poussins à l'envol/nid	Taux de mortalité des oeufs (%)	Taux de mortalité des poussins (%)	Taux de réussite global de la 1ère nichée (%)	Nombre de couples nichant une seconde fois	N̄ d'oeufs/nid	N̄ de poussins à l'envol/nid	Taux de mortalité des oeufs (%)	Taux de mortalité des poussins (%)	Taux de réussite global de la 2ème nichée (%)	Nombre de couples nichant une troisième fois	N̄ d'oeufs/nid	N̄ de poussins à l'envol/nid	Taux de mortalité des oeufs	Taux de mortalité des poussins	Taux de réussite global de la 3ème nichée	Taux annuel de réussite	Nombre moyen de poussins produits par couple
1974	[illegible]	4,78	3,94	13,36	4,71	81,93	149	4,44	3,79	11,32	3,31	85,[illegible]	0						83,19	6,32
1975	216	4,55	3,83	6,81	4,46	78,73	148	4,56	3,83	10,40	8,68	80,92	14	4,14	3,78	8,62	0	91,38	79,97	6,71
1976	259	4,54	3,61	16,28	9,71	74,01	137	3,92	3,32	8,34	9,23	82,43	5	3,40	2	41,17	0	58,83	76,40	5,41
1977	267	4,41	3,76	15,83	7,26	76,91	159	4,22	3,52	11,10	7,00	81,90	5	3,40	3	11,76	0	88,24	78,70	5,92
1978	317	4,52	3,48	17,91	14,48	67,61	188	4,41	3,73	11,80	4,41	83,[illegible]	3	4,66	3,66	[illegible]	0	78,58	73,12	5,74
1979	256	4,63	4,22	12,79	7,78	79,43	178	[illegible]	3,56	9,07	7,62	83,30	4	3,25	3	7,69	0	92,31	80,88	6,74

TABLEAU 2. — Fréquences des pontes normales et des pontes de remplacement.

Années	Ière nichée			2ème nichée		3ème nichée		Résumé annuel		
	Nombre de couples suivis	Nombre de nids contenant une première ponte de remplacement	Nombre de nids contenant [illegible] de remplacement	Nombre de couples effectuant une seconde nichée	Nombre de nids [illegible] ponte de remplacement	Nombre de couples effectuant une troisième nichée	Nombre de nids contenant [illegible] ponte [illegible] remplacement	[illegible]	[illegible] troisième [illegible]	Remarques
1974	[illegible]	10	1	149	0	[illegible]	[illegible]	[illegible]	0	temps pluvieux en fin d'été
1975	216	17	1	148	6	14	0	8	6,48	
1976	259	20	0	137	3	5	0	52,89	1,93	année très sèche
1977	[illegible]	27		159	[illegible]	[illegible]	0	59,55	1,87	
1978	317	44	2	188	2	3	0	59,30	0,94	
1979	256	23	2	178	3	4	0	69,53	1,56	

3) *Troisième nichée :* Une troisième nichée est généralement entreprise, mais souvent par un nombre très limité de couples (0,94 % à 6,48 % de l'effectif nicheur). L'importance moyenne de ces pontes se situe entre 3,25 et 4,66 œufs par nid. L'absence de troisième ponte en 1974 pourrait être la conséquence conjuguée d'un retardement du début de la reproduction au printemps dû au mauvais temps et aux conditions atmosphériques particulièrement défavorables qui ont marqué la fin de l'été.

Succès des nichées

La comparaison des taux de succès à l'envol (en référence au nombre d'œufs pondus) entre les 3 nichées d'une même année montre que les secondes réussissent mieux que les premières. Ce fait a déjà été mis en évidence pour Buxton, Gys et Cormier, Löhrl et Gütscher (*op. cit.*) et Samuel (1971). En 1975, 1977 et 1979, le succès des troisièmes nichées dépasse celui des secondes, mais il prend des valeurs inférieures en 1976 et 1978 pour des raisons climatiques. L'augmentation du succès de la reproduction au cours d'une saison s'explique par une baisse marquée de la pression qu'exercent à la fois tant les prédateurs de l'Hirondelle, de ses œufs et de ses poussins, tel le Lérot, que le Moineau domestique

TABLEAU 3. — Fréquences des causes d'anéantissement des nichées.

	Moineau domestique (Passer domesticus)	Lérot (Elyomis quercinus)	Chat domestique (Felis catus)	Fouine (Martes foina)	Hirondelle de fenêtre (Delichon urbica)	Conflits intra-spécifiques	Fermeture du local de nidification	Abandon pour départ en migration	Traitements chimiques agricoles	Mort de l'un ou des deux conjoints	Intempéries	Causes indéterminées	TOTAL
1973	53 %	13 %				14 %						20 %	100 %
1974	45 %	11 %	3 %				6 %	6 %	10 %	3 %	6 %	10 %	100 %
1975	41 %	13 %					7 %	7 %		3 %	5 %	24 %	100 %
1976	22 %	39 %					4 %	2 %		2 %	16 %	15 %	100 %
1977	21 %	30 %	4 %	2 %	2 %	4 %	2 %			2 %	4 %	29 %	100 %
1978	37 %	8 %			[illegible] %	1 %					30 %	21 %	100 %
1979	16 %	19 %	2 %	4 %	2 %	4 %	18 %	4 %		4 %		27 %	100 %
toutes années confondues	30 %	20 %	1 %	1 %	1 %	2 %	5 %	3 %	1 %	1 %	11 %	24 %	100 %

responsable de nombreuses confiscations de nids (tabl. 3). Ces considérations rejoignent, du reste, celles formulées par ADAMS (1957) qui, en Grande-Bretagne, constata le même phénomène.

Selon les années, le taux annuel de réussite des nichées oscille entre 73,12 % et 83,19 %, amplitude de variation qui, somme toute, n'est pas excessive. Ces résultats coïncident avec ceux que d'autres chercheurs européens ont publiés : 76,3 % en Grande-Bretagne (McGINN et CLARK 1978), 77,46 % en Anjou (GYS et CORMIER *op. cit.*), 80,58 % en Bavière (BUXTON *op. cit.*). En Grande Bretagne, ADAMS (*op. cit.*), lors de travaux moins récents, trouvait, quant à lui, un taux de réussite plus faible : 71,9 %.

LES PONTES DE REMPLACEMENT

Les tableaux 3 et 4 montrent qu'en cas de destruction complète d'une ponte ou d'une nichée, l'Hirondelle rustique entreprend une ponte de remplacement qui, si elle est à son tour détruite, peut à l'occasion faire l'objet d'une troisième tentative de nidification La propension des Hirondelles à remplacer une première ponte ou nichée détruite varie selon les années dans des proportions s'établissant entre 52 % (en 1976) et 80 %. La basse valeur observée en 1976 résulte de la difficulté que rencontraient les oiseaux à recueillir de la boue en raison de la très forte sécheresse. Il est à remarquer que lorsque la nichée de remplacement réussit, elle n'est suivie d'une seconde ponte que dans de très faibles proportions (2,5 à 11 % des cas).

Lorsque la seconde ponte ou nichée est détruite, les couples nicheurs ne la compensent que dans une moindre proportion (entre 15 et 46 % seulement).

LA PRODUCTIVITÉ ANNUELLE

En remarque préalable, je précise qu'ont été considérés nicheurs tous les couples qui ont entrepris de nidifier, quel que soit le résultat de leur entreprise. La productivité annuelle moyenne par couple nicheur est comprise entre 5,41 et 6,74 poussins selon les années, résultats montrant une relative stabilité numérique. KUZNIAK (1967) obtient en Pologne, pour deux années d'études, des valeurs analogues puisqu'elles sont de 5,9 et 6,7 poussins produits annuellement par couple. En revanche LÖHRL et GÜTSCHER (*op. cit.*) rapportent pour le Bade-Württemberg une productivité moyenne supérieure, puisqu'elle varie annuellement entre 6,7 et 7,8 poussins par couple selon les années.

FIDÉLITÉ DES COUPLES NICHEURS A LEUR SITE DE REPRODUCTION

La recapture des individus bagués initialement sur leur site de nidification montre que l'Hirondelle rustique leur témoigne une remarquable fidélité. Sur 424 adultes suivis pendant plusieurs années, seulement 4 d'entre eux (1 ♂ et 3 ♀) ont changé de site de reproduction pendant

TABLEAU 4. — Remplacement des nichées anéanties.

ANNÉES	Nombre de 1ères pontes ou nichées anéanties ou abandonnées	Nombre de pontes de remplacement	% de 1ères pontes ou nichées anéanties ou abandonnées, remplacées	Nombre de pontes ou nichées non remplacées	Nombre de pontes de remplacement réussies suivies d'une seconde ponte	% de pontes de remplacement réussies suivies d'une seconde ponte	Nombre de 2èmes pontes ou nichées anéanties ou abandonnées	Nombre de pontes de remplacement	% de pontes ou nichées anéanties ou abandonnées, remplacées	Nombre de pontes ou nichées non remplacées
1975	26	17	65%	9	2	7.5%	15	7	46%	8
1976	42	22	52%	20	1	2,5%	9	3	33%	6
1977	40	32	80%	8	2	5 %	15	4	26%	11
1978	55	44	80%	11	6	11%	14	2	14%	12
1979	32	25	78%	7	3	9,5%	13	2	15%	11
TOTAL	195	140	71%	55	14	7,1%	66	18	27%	48

la même année, entre la première et la seconde nichée, mais dans des limites inférieures à 1 km.

La fidélité interannuelle reste, elle aussi, très remarquable puisque 23 individus seulement (11 ♂ et 12 ♀) ont abandonné leur site de reproduction initial en faveur d'un second auquel ils sont restés fidèles ensuite, ceci dans des limites inférieures à 1,5 km. Tous les autres ont été contrôlés d'année en année sur leur site initial de reproduction, soit dans une proportion de 96,6 %.

Attachement au site natal des individus bagués au nid

Le tableau 5 nous montre que les mâles reviennent nicher sur des lieux proches du site natal puisque 99 % des sujets contrôlés ne s'en éloignent pas à plus de 5 km. Les femelles se dispersent davantage, dans un rayon maximum établi de 28 km, et peut être au delà. Du reste, le nombre des contrôles qu'elles occasionnent sur mon secteur d'étude est quatre fois moins élevé qu'en ce qui concerne les mâles.

Sex-ratio chez les jeunes a l'envol

La détermination du sexe des poussins totalement emplumés a été rendue possible, quoique parfois délicate, par l'examen de l'étendue de la bavette sombre. La vérification des critères retenus par le contrôle des individus ayant atteint leur maturité sexuelle révèle cependant qu'elle ne présente pas une totale fiabilité.

TABLEAU 5. — Eloignement, par rapport au lieu de naissance, du 1er site de nidification des Hirondelles rustiques baguées au stade de poussins.

Distance en kms	MALES		FEMELLES	
	Nombre observé	%	Nombre observé	%
0	55	19,3	5	7
0-1	30	10,5	3	4
1-2	108	37,9	12	17
2-3	62	21,8	12	17
3-4	14	5	11	16
4-5	13	4,5	9	13
5-6	2	0,7	3	4,25
6-7	1	0,3	3	4,25
7-8			2	3
8-9			3	4,25
9-10			0	0
10-11			1	1,5
11-12			0	0
12-13			2	3
14-15			3	4,25
+15			1	1,5
TOTAL	285	100 %	70	100 %

Ainsi, en 1978, un échantillon de 276 poussins comprend 46 % de mâles et 54 % de femelles selon les critères utilisés. Il s'avère au contrôle ultérieur que 15 % des mâles et 31 % des femelles capturés sont incorrectement déterminés. En conséquence le sex-ratio après correction devient 55 % de mâles et 45 % de femelles.

Dynamique de la population

1) *Evolution des effectifs nicheurs entre 1963 et 1979*

A partir de 1963, cinq localités comprises dans l'actuel périmètre d'étude ont été régulièrement suivies. Initialement, elles regroupaient un effectif de 55 couples nicheurs. En 1973 trois couples seulement y sub-

sistaient. Depuis, l'effectif tend à augmenter, atteignant sept couples en 1979. Les raisons de l'effondrement spectaculaire de la population de ces sites sont, de toute évidence, liées à une profonde réorientation de la politique agricole locale. Jusqu'en 1965, les agriculteurs réservaient une large place à l'élevage des bovins et tout particulièrement des vaches laitières, ainsi qu'à celui des porcins. Le démantèlement quasi général du cheptel des bovins et des porcins intervenu entre 1965 et 1970 a provoqué une détérioration de la viabilité des sites de nidification occupés par les Hirondelles. Dans de nombreux cas, le changement de vocation des bâtiments réservés auparavant à l'élevage (étables, porcheries) a rendu ceux-ci inaccessibles aux Hirondelles, à la suite de leur

TABLEAU 6. Evolution interannuelle des effectifs nicheurs sur le secteur étudié.

Année	Effectif observé (exprimé en couples)	Effectif potentiel théorique (exprimé en couples)
1972	183	587
1973	223	
1974	240	
1975	233	"
1976	263	"
1977	270	"
1978	320	"
1979	283	"

fermeture ou de leur transformation. Entre 1972 et 1979, l'effectif des couples nicheurs sur mon secteur d'étude s'est sensiblement accru au rythme moyen de 7,5 % par an (tabl. 6). De 183 couples nicheurs recensés en 1972, la population passe à 283 couples en 1979, après avoir culminé en 1978 avec 320 couples. Il est à remarquer que l'effectif potentiel théorique, porté à 587 couples, relève d'une estimation calculée en fonction de la densité moyenne des couples sur les lieux occupés et du nombre de bâtiments, désertés ou non, restés accessibles aux Hirondelles.

La progression de l'effectif des nicheurs, durant les huit dernières années, laisse entrevoir que la population, après avoir connu une phase très critique avant 1972, trouve maintenant des conditions favorables à sa restauration. Elle reste cependant très inférieure à son niveau démographique théorique.

L'hypothèse qu'un événement catastrophique supplémentaire, inter-

venu en 1969 au moment de la migration transsaharienne prénuptiale, ait gravement affecté les contingents d'Hirondelles rustiques, pourrait être retenue. Nous savons que les effectifs nicheurs de l'Hirondelle de rivage (*Riparia riparia*), du Rougequeue à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*), du Phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*), les Fauvettes grisette (*Sylvia communis*) et des jardins (*Sylvia borin*) et de la Bergeronnette printanière (*Motacilla flava*) ont été sévèrement touchés en Europe occidentale en 1969 (WINSTANLEY *et al.* 1974). Les conditions atmosphériques très défavorables au Sahel et au Sahara durant les mois de mars et avril 1969 pourraient en être la cause. Nous pouvons donc raisonnablement penser que les Hirondelles rustiques en aient également souffert.

La régression très marquée du nombre des Hirondelles rustiques baguées en France au cours de l'année 1969, sans cause pratique et climatique particulière dans notre pays, vient à l'appui de cette hypothese (fig. 3). Faisons remarquer à ce propos que le développement général

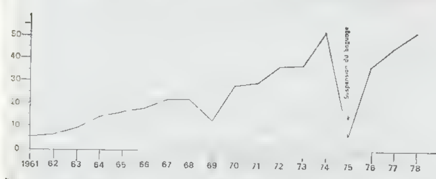


Fig. 3. — Evolution du nombre des Hirondelles rustiques baguées en France de 1962 à 1978. En abscisse : année de baguage ; en ordonnée : nombre en milliers.

les bilans de baguage relatifs à l'Hirondelle rustique s'explique avant tout par la politique stimulante pratiquée par le C.R.B.P.O. dans le cadre de ses programmes de recherches, et non par un accroissement spectaculaire de la population française d'hirondelles.

2) *Estimation de la survie des Hirondelles rustiques*

L'estimation de la survie des Hirondelles rustiques baguées, tant au stade de poussin qu'à celui de nicheur, a été calculée à partir des recaptures faites d'année en année. Malgré toute l'attention et les efforts déployés pour la recapture ou les contrôles visuels, l'identité de la totalité des individus nicheurs n'a pu être completement établie chaque année. Les oiseaux adultes ayant fait l'objet de plusieurs recaptures sont

susceptibles de manifester la plus grande méfiance à l'égard de l'observateur et plus encore du bagueur et de ses filets, et ainsi échapper au contrôle. De ce fait, les estimations de survie, énoncées ici, constituent très vraisemblablement des valeurs minimales.

Survie des poussins à l'envol.

Avant de s'engager plus avant dans l'énoncé des résultats, une remarque très importante s'impose. Elle concerne l'âge des individus nichant pour la première fois. Si l'Hirondelle rustique est reconnue physiologiquement apte à se reproduire dès l'âge d'un an, les résultats que j'obtiens pour les recaptures montrent qu'une proportion non négligeable d'individus n'apparaît pour se reproduire qu'à l'âge de 2 ans. Cette particularité, déjà énoncée par Hémery *et al.* (*op. cit.*) en ce qui concerne la population d'Hirondelles rustiques françaises, se retrouve donc confirmée dans le cas particulier de celles de Seine-et-Marne.

C'est ainsi que, selon les années, de 15 à 35 % des individus que je devrais contrôler à l'âge d'un an ne le sont qu'à l'âge de deux. L'hypothèse consistant à considérer ces oiseaux présents et inemployés dès l'âge d'un an dans la région où ils ne se reproduisent que l'année suivante, paraît difficile à admettre. Ils ne manqueraient pas, en effet de se mêler aux populations nicheuses, donc de s'y faire remarquer ou contrôler. Par ailleurs, d'amples opérations de baguage étant conduites dans les dortoirs estivaux de ma région et ailleurs en France, une partie de ces individus inemployés se feraient reprendre s'ils étaient présents que ce soit sur les lieux même de leur future nidification, dans le voisinage ou encore dans d'autres régions.

Nous pouvons donc raisonnablement supposer que ces oiseaux estivent ailleurs. Les observations estivales d'Hirondelles rustiques faites en Afrique occidentale (Sénégal, Mauritanie, Mali) tendraient à démontrer que cet « ailleurs » se situe au sud du Sahara (Morel et Roux 1966, Lamarche comm. pers.).

En raison de l'installation des jeunes reproducteurs sur des sites plus ou moins éloignés de leur lieu de naissance, le nombre des individus contrôlés ne représente qu'une certaine proportion des oiseaux ayant réellement survécu (cf. tabl. 5).

Pour estimer la survie des Hirondelles, entre le moment où elles quittent le nid et leur retour à l'âge d'un an, deux méthodes différentes peuvent être utilisées.

La première consiste à prendre pour hypothèse que le sex-ratio à l'envol est équilibré, ce qui dans la réalité n'est pas tout à fait le cas, et que la survie des mâles et des femelles est identique. Notre raisonnement va donc se fonder sur les résultats de la recapture des jeunes mâles. Considerant que les mâles sont les plus fidèles à leur site natal, puisqu'ils ne s'en éloignent pas à plus de 5 km, leur nombre théorique au moment du retour à l'âge d'un an sera estimé en introduisant un indice de correction au nombre des contrôles réellement obtenus, indice établi pour chaque localité de baguage et fonction de sa position par

rapport aux limites du secteur d'etude. Par cette methode, le taux de survie obtenu n'est que de 9,2 %.

Si, en revanche, nous considerons que les individus contrôlés seulement à l'âge de 2 ans sont cependant presents, des l'âge d'un an, pour se reproduire ou non mais échappent au contrôle, le taux de survie se trouverait porté a 12 % de la population initiale de jeunes individus.

La seconde méthode a pour hypothese de base que la productivité moyenne annuelle sur le secteur etudie et la densité de population ne soient pas differentes de celles des régions avoisinantes, que la même tendance a l'expansion demographique moyenne y est de 7,5 % par an. Par consequent l'« émigration » en faveur de ces zones voisines est compensée par une « immigration » equivalente. Sous cette hypothèse, tous les individus nicheurs dont l'âge reconnu est d'un an (par examen du plumage) sont assimilés aux survivants de la cohorte des jeunes envolés sur le secteur d'étude l'année précédente.

On obtient alors un taux de survie, en première année, de 13 %. Si, par ailleurs, nous considérons que les Hirondelles baguées ou non apparaissant à l'âge de 2 ans pour nicher, sont en fait présentes dès l'âge d'un an, mais sans avoir fait l'objet de capture ou contrôle, le taux de survie atteindrait 20 %.

Estimation de la survie des Hirondelles rustiques baguées au nid après l'age d'un an

L'estimation de la survie des Hirondelles entre l'âge de 1 et 2 ans ne serait que de 32 %, si nous considérons uniquement la cohorte des individus qui, des l'âge d'un an, sont venus se reproduire. En revanche, si les oiseaux contrôles seulement à partir de l'âge de 2 ans sont considéres presents en Seine-et-Marne dès l'âge d'un an, nous obtiendrions un taux de survie entre 1 et 2 ans s'élevant à 53 %.

Cette valeur doit bien entendu être considérée avec d'infinies réserves car elle optimise très fortement la survie.

Entre l'âge de 2 et 3 ans, le taux de survie s'établit a 45 %. Entre 3 et 4 ans, il atteint 49 % pour chuter ensuite a 13 % entre 4 et 5 ans. Quant aux Hirondelles appartenant à la cohorte des nicheurs contrôlés pour la première fois à l'âge de 2 ans, leur survie entre 2 et 3 ans est de 40 %.

Survie des Hirondelles rustiques nicheuses d'age inconnu

Les Hirondelles que nous considerons ici sont des individus nicheurs de tous âges ne portant pas encore de bague au moment de leur première capture. En réalité, l'examen attentif du plumage permet de déceler parmi elles une forte proportion d'individus âgés d'un an.

Survie moyenne entre :

— 0 et 1 an après le baguage	:	33 %
— 1 et 2 ans après le baguage	:	50 %
— 2 et 3 ans après le baguage	:	36 %
— 3 et 4 ans après le baguage	:	16 %
— au-delà de 4 ans après le baguage	:	27 %

Longévité

Un seul individu de sexe mâle, bagué au nid, a atteint l'âge réel de 6 ans. Trois autres Hirondelles — deux femelles et un mâle — baguées alors qu'ils étaient déjà reproducteurs, âgés, par conséquent d'au moins un an, ont été contrôlés jusqu'à l'âge de 6 ans au moins.

Pyramide des âges des Hirondelles rustiques reproductrices contrôlées en 1979

La figure 4 (A et B) constitue un cliché de la structure d'âge de la population nicheuse en 1979.

Elle suggère quelques particularités intéressantes :

— les graphiques A et B montrent que la population des femelles est plus jeune que celle des mâles ;

— aucune femelle ne dépasse l'âge réel de 4 ans (A) ou l'âge minimal de 5 ans (B) ;

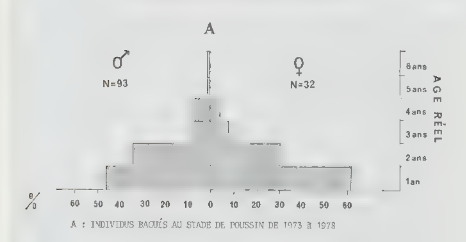
— la faible différence de proportion entre les mâles dont l'âge réel est un et deux ans (A) conforte l'opinion d'un premier retour, pour certains, sur les lieux de reproduction, seulement à l'âge de deux ans ; ce fait serait moins sensible dans le cas des femelles ;

— sur le graphique B, la forte disproportion entre les femelles de 4 et 5 ans n'appelle pour le moment aucune explication ou hypothèse.

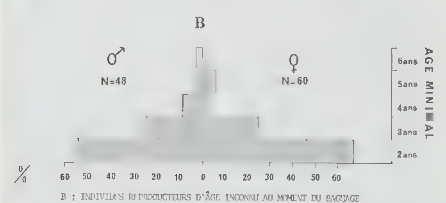
Discussion

Si, sur l'ensemble des six années d'étude, la fécondité des Hirondelles montre une assez grande stabilité, tant en ce qui concerne la première que la seconde ponte, nous remarquons que les premières nichées subissent avec le plus d'intensité les pressions de sélection exercées par le milieu et le climat. Leurs taux de succès varient, selon les années, entre 67,6 % et 81,93 %. En revanche, les secondes nichées se déroulent avec beaucoup plus de succès et ceci d'une manière plus constante.

En cas d'échec, les Hirondelles compensent la perte de ponte ou de nichée par une ponte de remplacement ; ceci explique une productivité



A : INDIVIDUS BAGUÉS AU STADE DE POUSSIN DE 1973 à 1978



B : INDIVIDUS REPRODUCTEURS D'ÂGE INCONNU AU MOMENT DU BAGUAGE MARQUÉS de 1973 à 1978

Fig. 4. Pyramides des âges des Hirondelles rustiques reproductrices contrôlées en 1979.

moyenne interannuelle d'une amplitude de variation relativement réduite.

Les paramètres liés à l'émigration et l'immigration des jeunes reproducteurs n'étant que très partiellement maîtrisés, les estimations de survie des Hirondelles rustiques, durant leur première année d'existence, se révèlent délicates à établir. De plus, la mise en évidence d'un contingent d'individus ne nidifiant qu'à partir de l'âge de deux ans induit dans le calcul des évaluations plus de complexité.

Bien que la superficie du secteur d'étude soit importante (94 km²), elle ne permet pas de maîtriser totalement les paramètres d'émigration. Ainsi les aspects démographiques de cette population d'Hirondelles n'apparaissent que derrière le flou d'une approximation.

En outre, un certain nombre de biais inhérents à la méthode et aux comportements de l'espèce sont introduits.

Il est notamment exclu de prétendre au contrôle exhaustif de la totalité des oiseaux nicheurs, même lorsque la « pression » de capture est élevée et que la probabilité de contrôler un oiseau bagué avoisine 1. Dans le cas de ce travail, les valeurs annuelles de la probabilité de contrôle oscillent entre 0,88 et 1.

L'évaluation de la survie des Hirondelles, au cours de leur première année d'existence, ne peut être clairement établie. Les deux méthodes énoncées ici, bien que placées sous des hypothèses probables, débouchent sur des résultats discordants et des valeurs très faibles. Dans le premier cas 9,2 % des poussins à l'envol reviennent nicher dès l'année suivante, dans le second cas la proportion de survivants s'élève à 13 %. L'existence d'un contingent resté en « réserve » et constitué d'oiseaux âgés d'un an ne nichant qu'à partir de l'âge de deux ans, constitue une donnée biologique importante que seuls HÉMERY *et al.* (*op. cit.*) avaient jusqu'ici décelée. D'après mes estimations, ce contingent d'oiseaux représente approximativement 10 % de l'effectif des nicheurs. Ce « volant » de population que l'on suppose estiver en Afrique, en échappant aux sélections de la migration et ainsi augmentant peut-être sa survie, permettrait à une population nicheuse de se restaurer plus rapidement si elle était frappée par les rigueurs climatiques, tant pendant sa migration qu'au cours de son séjour européen.

HÉMERY *et al.* (*op. cit.*) considèrent que les effectifs peuvent être stables avec une productivité annuelle moyenne de 4,42 jeunes à l'envol par couple, sous l'hypothèse d'une survie de 26,4 % durant la première année d'existence, de 30,7 % au cours de la seconde année et de 57 % au delà. HENNY (1972), considérant les différents paramètres de productivité et de survie des Hirondelles rustiques américaines, estime quant à lui que la population est en mesure de se maintenir à un niveau stable si chaque couple produit annuellement 5,97 poussins à l'envol, sachant que la mortalité jusqu'à l'âge d'un an atteint 85,7 % puis se stabilise ultérieurement à 42,7 % par an.

Dans le cas des Hirondelles étudiées en Seine-et-Marne, la stabilité de la population pourrait être atteinte avec une productivité annuelle moyenne de 6 poussins par couple nicheur en se fondant sur les survies estimées, mais à condition que 17,7 % de la population de jeunes initialement à l'envol survivent à l'âge d'un an pour se reproduire et qu'un second contingent reproducteur à l'âge de deux ans soit constitué par 3,3 % de la population initiale de jeunes. Constatant que nos estimations de survie des Hirondelles adultes ne dépassent jamais 30 %, tant en ce qui concerne celles dont l'âge est précisément connu que celles dont il est minimum (âge inconnu au moment du baguage) et, par ailleurs, que la fidélité des adultes à leur site de nidification est bien établie, nous pouvons admettre que ces valeurs de survie sont sous-estimées. Il est cependant peu probable qu'elles le soient fortement.

Dans ces conditions, la stabilité démographique n'est possible qu'en admettant une plus forte sous-estimation de nos valeurs de survie en première année ce qui est tout à fait probable, et d'autant plus dans le cas de cette population dont les effectifs augmentent progressivement

Enfin, on ne peut écarter non plus la possibilité d'un recrutement de reproducteurs nés à l'extérieur du périmètre d'étude où la densité de population pourrait être éventuellement plus forte.

En conclusion, les valeurs de survie que nous trouvons ici nous paraissent d'autant plus sous-estimées que les effectifs de notre population croissent en moyenne de 7,5 % par an. La survie au cours de la première année d'existence des Hirondelles est selon toute vraisemblance la plus fortement sous-estimée.

REMERCIEMENTS

Je tiens à témoigner ma gratitude à Robert-Daniel Etchécopar, Directeur du C.R.M.M.O., et à Francis Roux, Directeur du C.R.B.P.O., pour m'avoir accordé le temps de conduire cette étude.

Je remercie très vivement Christian Erard qui, avec toujours beaucoup de gentillesse et d'amitié m'a fait bénéficier de ses précieux conseils et suggestions, ainsi que Georges Hémery pour l'aide apportée dans le traitement des données.

SUMMARY

During 7 years (1973 to 1979) the study concentrated on the reproductive biology and dynamics of a population of Swallows (*Hirundo rustica*) in a geographic area of 94 km² comprising 35 localities.

The average clutch-size fluctuates in this population between 4.41 and 4.78 eggs for the first one, 3.92 and 4.56 eggs for the second, and, finally, 3.25 and 4.66 eggs for the third. Depending upon the years, between 52.89 and 69.53 % of the pairs lay a second clutch, and 0.94 % to 6.48 % undertake a third.

First broods are less successful than second ones. For the whole, the annual rate of success varies from 73.12 % to 83.19 %. Each pair produces an average of 5.41 to 6.74 chicks per year. 96.6 % of the adults studied are faithful to their reproduction site.

The young male Swallows settle for nesting in a radius of 5 kms around the birthplace, the females are more dispersed.

The Swallow population, after having decreased before 1972, has increased 7.5 % per year since 1973. A proportion estimated at 10 % of the fledging population does not return to nest until two years of age.

The survival rate of the young does not seem to exceed 20 % the first year, it increases to 45 % between one and two years, reaches 49 % between two and three years, then decreases to 13 %.

Rather similar survival rates are found for the birds ringed a the reproductive stage. A critical examination of the values implies a low under-evaluation as concerns the birds more than one year old, but a higher one for the class of birds less than one year old.

REFERENCES

Adams, L.E.G. (1957). — Nest records of the Swallow. *Bird Study*, 4 : 28-33.

Buxton, E.J.M. (1946). — Fertility and mortality in the nest of Swallows. *Brit. Birds*, 39 : 73-76.

CHRISTIENSEN, P.V. (1975). — Bestandsstorrelse og ungeproduktion hos en nordsjaellandsk bestand af Landsvale, *Hirundo rustica*, 1970 (1968-1974). *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.*, 69 : 19-29.

GYS, M., et CORMIER, J.P. (1978). — Biologie de la reproduction chez *Hirundo rustica* en Maine-et-Loire en 1976. *Gr. Angevin d'Et. Ornith.*, 22 : 29-34

HÉMERY, G., NICOLAI-GUILLAUMET, P., et THIBAULT, J.C. (1979). — Etude de la dynamique des populations françaises d'Hirondelles de cheminée (*Hirundo rustica*) de 1956 à 1973. *L'Oiseau et R.F.O.*, 49 : 213-230.

HENNY, C.J. (1972). — *An analysis of population dynamics of selected avian species. Barn Swallow* : 47-49. U.S. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife. Wildlife Res. Rep. 1. Washington, D.C.

HERROELEN, P. (1957). — Over de broed biologie van de Boerenswaluw *Hirundo rustica* L. *Gerfaut*, 47 : 115-126, 265-278.

KUZNIAK, S. (1967). — Obserwacje nad biologia okresu legowego dymowki *Hirundo rustica* L. *Acta Ornit.*, 10 : 177-211.

LÖHRL, H., et GUTSCHER, H. (1973). — Zur Brutokologie der Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*) in einem Sudwestdeutschen Dorf. *J. Orn.*, 114 : 399-416

MC GINN, D.B., et CLARK, H. (1978). — Some measurements of Swallow breeding biology in Lowland Scotland. *Bird Study*, 25 : 109-118.

MOLLER, A.P. (1974). — Bestandstaethed og ungeproduktion hos en bestand af Landvale *Hirundo rustica* (L.) 1971-1973. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.*, 68 : 81-86.

MOREL, G., et ROUX, F. (1966). — Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. II. Passereaux et synthèse générale. *Terre et Vie*, 20 : 143-176.

SAMUEL, D.E. (1971). — The breeding biology of Barn and Cliff Swallows in West Virginia. *Wilson Bull.*, 83 : 284-301

WINSTANDLEY, D.R., SPENCER, R., et WILLIAMSON, K. (1974). — Where have all the White-throats gone ? *Bird Study*, 21 : 1-16.

YEATMAN, L. (1971). — *Histoire des oiseaux d'Europe.* Bordas, Paris.

Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (Muséum National d'Histoire Naturelle), 55, rue Buffon, 75005 Paris.

Dynamique de la reproduction de la Linotte mélodieuse (*Acanthis cannabina*) sur une lande bretonne

(Résumé)

par Marie-Christine EYBERT

Une population de Linotte mélodieuse (*Acanthis cannabina*) a été étudiée sur une lande moyenne à Paimpont pendant cinq années consécutives de 1973 à 1977.

Cette lande se caractérise par des ajoncs (*Ulex europaeus*) épars et hauts d'environ un mètre. Les nids ont été systématiquement recherchés sur une surface d'environ deux hectares. Les deux dernières saisons de reproduction ont présenté des particularités intéressantes, dont une est due en 1976 au printemps précoce et de grande sécheresse. Celui-ci a entraîné de nombreux incendies qui ont détruit la grande majorité des landes avoisinantes si bien qu'au printemps suivant la lande a été le refuge d'un grand nombre de couples comme l'indique le tableau ci-dessous :

	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de couples nicheurs	25	20	18	40	69

Cette étude laisse apparaître une certaine stabilité du taux de réussite total. Il évolue entre 40 et 50 %. C'est pourquoi, nous nous sommes intéressé aux facteurs qui influencent les fluctuations de cette population.

Facteurs abiotiques

La position géographique influence les dates de ponte ainsi que le nombre d'œufs par ponte. A Paimpont, les maxima de ponte se situent entre le 22 avril et le 8 mai pour la première couvée et entre le 1er et le 9 juin pour la seconde. Ces dates sont en avance de 8 à 15 jours sur l'est de la France, l'Allemagne et l'Angleterre et de trois semaines

sur celles de la région de Moscou. Le nombre d'œufs par ponte est de 4.38. Il est inférieur à ceux de l'est de la France, d'Angleterre et d'Allemagne. Ainsi, les Linottes nordiques ont un taux de fécondité accru par rapport aux populations bretonnes. Les facteurs climatiques ont une influence directe par l'intermédiaire de l'éclairement et de la température (taille de la seconde couvée plus forte, incubation et élevage des jeunes au nid plus court) ainsi que par la pluviosité et l'ensoleillement qui favorisent ou non le taux de réussite des couvées.

Facteurs biotiques

Ils apparaissent de deux ordres : ceux liés à la végétation, ceux dépendant de la densité de la population.

L'impact de la végétation se manifeste de deux façons : directement par les possibilités d'emplacement de nid et secondairement par la production en graines des plantes des secteurs proches de la lande. Les nids ont une hauteur moyenne comprise entre 36,3 cm. et 40,5 cm. Les buissons qui les abritent ont entre 74,2 et 80,2 cm.. Il apparaît que la Linotte adapte la hauteur de son nid au buisson choisi, essentiellement en première couvée ; ceci tant que la densité de population n'atteint pas un seuil limite où les couples sont alors contraints de construire dans des sites moins favorables. L'adaptation du nid au support semble par ailleurs être une forme de lutte contre la prédation : les nids réussis sont situés à mi-hauteur de la touffe et les nids situés en dehors de ces limites subiraient préférentiellement une prédation. Un choix judicieux de l'implantation des nids est donc un moyen d'amélioration du taux de natalité.

La quantité de graines produites influence le taux de réussite des couvées. Un ajustement se réalise entre la quantité de nourriture disponible et la réussite des couvées (meilleur rendement des deuxièmes couvées en 1973-74-75-77 et de la première en 1976, en corrélation avec son printemps précoce).

Facteurs dépendant de la densité. On sait que le taux de croissance d'une population diminue avec l'augmentation de sa densité. Ceci est particulièrement net en 1977. La Linotte limite la taille de sa population par le biais du comportement territorial reflété par le mode de distribution de cette espèce. La méthode du « plus proche voisin » permet d'étudier la répartition de la Linotte sur la lande. Ainsi, aux années de faible densité correspond une distribution au hasard des Linottes. Cette dernière se transforme en distribution uniforme (1976 1977) lorsque la densité augmente fortement. L'augmentation de la densité des couples a eu pour conséquence de régulariser la distribution des nids sous l'effet

d'une compétition intense Ce phénomène est confirmé par le calcul de la distance moyenne entre les nids, qui en 1977, est significativement plus petite que les autres années. On peut admettre que la valeur (13,5 m) trouvée en début de saison en 1977 est la plus petite limite admise entre les nids de deux couples de Linotte. L'évolution de la densité de population influe également sur le nombre d'abandons de nids et sur la stérilité des œufs. La croissance de la taille de la population, en augmentant les interactions territoriales inter-individuelles, provoque des abandons de nids plus fréquents et crée des troubles physiologiques qui entraînent une diminution de la fécondité

La prédation fait également partie du système régulateur de la densité de population. Elle détruit environ 32 % des œufs pondus et s'exerce au cours de l'incubation ou de l'élevage des jeunes. La prédation exercée sur les œufs est due pour 7,7 % aux rongeurs, pour 11,5 % aux Mustélidés et pour 80,8 % aux oiseaux La prédation exercée sur les jeunes est, sauf en 1976, plus forte en première couvée qu'en seconde. Ce phénomène apparaît comme un facteur de régulation de la population fort abondante de jeunes nés en début de saison. L'impact de cette prédation sur les œufs ou sur les jeunes varie chaque année, mais il existe une corrélation entre la prédation des œufs et celle des jeunes au cours d'une saison de nidification A une forte pression de prédation d'œufs correspond un faible prélèvement de jeunes par les prédateurs et inversement Ainsi, la densité des proies que représentent les oisillons sortis du nid après une couvée influence le taux de prédation de la suivante et tamponne directement les variations saisonnières et annuelles du taux de natalité.

Ainsi, l'impact des différents facteurs que nous venons d'évoquer montre qu'ils agissent conjointement pour maintenir la densité de la population nicheuse de Linotte mélodieuse à un seuil optimal sur le type de lande étudié.

Station biologique de Paimpont,
35380 Plélan-le-Grand.

Insularité et démographie chez la Mésange bleue *Parus caeruleus* et la Mésange noire *Parus ater* en Corse *

par Jacques BLONDEL, Paul ISENMANN
et Dominique MICHELLAND

Différentes recherches sur la structure et la dynamique des communautés d'oiseaux en Corse (BLONDEL et FROCHOT 1976, FERRY *et al.* 1976, BLONDEL 1979) ont montré un certain nombre de caractères liés à l'insularité qui servirent de point de départ à la présente étude (une partie des résultats a déjà été présentée ailleurs, cf. BLONDEL et ISENMANN 1979) : 1°) dans une vieille forêt proche d'un état de maturité climacique, le peuplement d'oiseaux insulaires est appauvri par rapport à son homologue continental (18 espèces en Corse contre 23 en Provence) ; 2°) malgré cet appauvrissement, les densités réalisées par l'ensemble des espèces sont supérieures dans la forêt insulaire à ce qu'elles sont dans son homologue continental (64,1 couples par 10 ha contre 60,9, soit des densités spécifiques moyennes de 3,6 (64,1/18) couples par espèce sur l'île et 2,6 (60,9/23) sur le continent : phénomène de compensation des densités) ; 3°) on remarque l'absence sur l'île des espèces incapables de construire des populations abondantes ce qui se concrétise par l'absence, dans le cas des mésanges, de la Mésange huppée (*Parus cristatus*) et de la Mésange nonnette (*Parus palustris*) ; 4°) l'analyse chiffrée de la distribution des espèces le long des gradients de structure de la végétation (Tableau 1) montre qu'elles occupent une gamme plus vaste de biotopes sur l'île que sur le continent (phénomène connu d'élargissement des niches). Tous ces faits d'observation s'inscrivent dans le cadre d'une stratégie de survie des populations en milieu exigu et confiné où les risques d'extinction sont, du fait de l'isolement, plus élevés que dans les milieux continentaux (BLONDEL 1979). Ceci se traduit par une optimisation de l'importance numérique des populations qui se fait au prix d'une diminution de la richesse spécifique. Ces modifications des distri-

* Cette étude entre dans le cadre des recherches effectuées par l'Equipe de Recherches Ornithologiques Méditerranéennes et Alpestres (EROMA) de Montpellier.

TABLEAU 1 — Distribution et densité (couples par 10 ha) des Mésanges (*Parus*) le long de deux successions écologiques en Provence et en Corse (g_7 = barycentre ; AH_7 = amplitude d'habitat, cf. BLONDEL 1979).

PROVENCE

Stades :	1	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Espèces							
Parus major	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Parus caeruleus	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	7,0	[illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Parus cristatus	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]

CORSE

Stades :	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	7
Espèces							
Parus major	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Parus caeruleus	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]

butions d'abondance sur l'île suggèrent l'existence d'un relâchement des pressions de compétition interspécifique et d'une accentuation des pressions de compétition intraspécifique, ces deux mécanismes antinomiques se traduisant par une dilatation de l'espace écologique occupé par chaque espèce. Comment tester cette hypothèse ? Les enseignements que l'on peut tirer des travaux de VAN BALEN (1973), LACK (1954 et 1966), KREBS (1970 et 1971), PERRINS (1965), parmi tant d'autres sur la démographie et la régulation des populations de mésanges, nous ont conduit à aborder ce problème par le biais de celles-ci. 50 nichoirs de type SCHWEGLER en ciment de bois (25 munis d'un trou de vol de 32 mm de diamètre utilisables par toutes les espèces et 25 munis d'un trou de vol de 26 mm excluant la Mésange charbonnière *Parus major*) ont été disposés dans la cédraie (*Cedrus atlantica*) du Mont Ventoux (Vaucluse) et 50, selon les mêmes normes, dans la futaie de Chênes verts (*Quercus ilex*) de la vallée du Fango (Haute Corse). Chaque nichoir fut régulièrement visité une fois par semaine pendant les quatre saisons de reproduction 1976, 1977, 1978 et 1979, ce qui nous permit de dater les différentes phases du cycle de la reproduction et de mesurer un certain nombre de paramètres démographiques. Les tableaux 2 et 3 présentent les principaux résultats acquis sur la Mésange bleue et la Mésange noire. Ils conduisent aux commentaires suivants :

1°) Le déclenchement de la reproduction est beaucoup plus tardif sur l'île que sur le continent bien que la Corse soit plus méridionale que le Mont Ventoux et que, de surcroît, la région étudiée en Corse soit située à une altitude inférieure (100 m contre 950 m). Le décalage a été

TABLEAU 2. — Paramètres démographiques et phénologie de la reproduction chez la Mésange bleue et la Mésange noire en Corse (le chiffre unique entre parenthèses désigne le nombre de cas, sauf sous « succès de la reproduction » où il désigne le nombre total d'œufs pondus ; deux chiffres entre parenthèses désignent les valeurs limites).

CORSE	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Grandeur de la ponte				
Parus caeruleus	6,4(5-8) (8)	6,0(4-7) (14)	5,6(3-8) (18)	6,1(4-8) (10)
Parus ater	5,2(5-6) (5)	5,9(5-7) (11)	6,3(4-11) (6)	5,8(5-8) (6)
Date de ponte du premier oeuf				
Parus caeruleus	7 mai (3) (24 avril 15 mai)	13 mai (14) (30 avril-25 mai)	20 mai (18) (2 mai 11 juin)	21 mai (12) (9 mai-1 juin)
Parus ater	1 mai (3) (19 avril 15 mai)	4 mai (11) (19 avril-15 mai)	7 mai (6) (17 avril 19 mai)	5 mai (6) (17 avril-28 mai)
Succès de la reproduction				
Parus caeruleus	82,3 (51)	40,2 (82)	27,7 (101)	23,0 (61)
Parus ater	80 0 (20)	40,3 (67)	28 9 (38)	80 0 (35)

TABLEAU 3. — Paramètres démographiques et phénologie de la reproduction chez la Mésange bleue et la Mésange noire au Mont Ventoux (même légende que pour le Tableau 2).

MONT VENTOUX	1976	1977	1978	1979
[illegible]				
[illegible]	8,7 (8-9) (3)	9,3(8-11) (7)	8,5(6-10) (11)	9,4(7-11) (8)
Parus ater	8,7(8-10) (4)	8,2(7-9) (6)	8,7(8-11) (7)	8,8(8-10) (4)
[illegible]				
[illegible]	24 avril (3) 7 avril-7 mai	22 avril (7) (9 avril-1 mai)	29 avril (11) (18 avril 15 mai)	1 mai (8) (26 avril 7 mai)
[illegible]	13 avril (4) 8 avril 21 avril	7 avril (6) (24 mars-25 avril)	13 avril (7) (6 avril 20 avril)	17 avril (4) (16 avril 9 avril
Succès de la reproduction				
[illegible]	73,0 (26)	78,5 (65)	35,5 (93)	86,7 (75)
[illegible]	92,6 (27)	75,0 (40)	88,5 (61)	69,7 (33)

de 13 à 21 jours selon les années pour les dates moyennes de ponte du premier œuf chez la Mésange bleue et de 18 à 27 jours chez la Mésange noire. Il n'est pas facile d'expliquer ce décalage des dates de ponte. LACK (1971) attribue ce phénomène général sur les îles à une atténuation de la périodicité saisonnière due à l'effet tampon de l'environnement marin qui tend à uniformiser et modérer le climat (ce qui est le cas en Corse). Le cycle végétatif étant moins lié à la thermo-période qu'en situation continentale, l'explosion de vie qui caractérise le premier printemps dans les écosystèmes plus nettement saisonniers serait différée, d'où une inertie de développement plus grande sur l'île que sanction-

nerait le décalage observé. Mais il pourrait aussi résulter d'une forte concurrence intraspécifique qui retarderait le cycle de la reproduction. Ce retard pourrait aussi pour partie expliquer le faible nombre d'œufs pondus (cf plus loin), de nombreuses études ayant montré que la grandeur de la ponte diminuait au cours de la saison de reproduction.

2°) Les deux espèces pondent moins d'œufs sur l'île que sur le continent, la réduction, hautement significative (P < 0,001), étant de 2,3 à 3,5 œufs par ponte selon les années chez la Mésange noire et de 2 à 3,3 œufs chez la Mésange bleue (elle a même été chez cette dernière espèce en 1979, de 3,9 œufs par rapport à des pontes dans des formations à Chênes verts du Languedoc, ISENMANN, à paraître). Ce fléchissement de la fécondité en milieu insulaire qui semble général (CODY 1971 et 1972, LACK 1976) et qui a également été constaté chez une sous-espèce insulaire de *Parus varius* nichant sur un îlot au large des côtes du Japon (réduction de 2,4 œufs selon HIGUCHI 1976), peut être interprété comme l'acquisition d'une adaptation à survivre dans un milieu saturé où la concurrence intraspécifique est à son comble. Une telle situation implique que l'énergie économisée par la réduction du nombre de jeunes produits soit réinvestie dans d'autres activités, notamment dans l'aptitude à une meilleure survie des adultes. Une réduction de la grandeur de la ponte en corrélation avec une plus grande densité de reproducteurs a déjà été mise en évidence chez les mésanges (LACK 1958 chez la M. noire et PERRINS 1965 chez la M. charbonnière). En Corse, le phénomène est particulièrement accentué.

3°) Le succès de la reproduction est dans l'ensemble toujours plus faible en Corse qu'en Provence. Alors que dans la cédraie du Mont Ventoux, la valeur moyenne obtenue lors des quatre années d'étude est quasiment égale (68,4 % chez la Mésange bleue) ou supérieure (81,4 % chez la Mésange noire) à la valeur générale calculée chez les oiseaux cavernicoles en région tempérée (67 % selon VON HAARTMAN 1971) le succès moyen de la reproduction entre 1976 et 1979 tombe à environ 57 % chez la Mésange noire et même 43 % chez la Mésange bleue en Corse. Cette forte mortalité revient pour une large part au parasitisme exercé par les larves sous-cutanées hématophages du Diptère *Protocalliphora braueri* (cf LINDNER 1961, HAKANEN *et al.* 1974) qui, à raison de plusieurs individus par poussin, l'épuisent jusqu'à la mort. Ce parasitisme, qui n'a encore jamais été noté au Mont Ventoux, est particulièrement sévère pour la Mésange bleue dont la moitié des jeunes périrent en 1979 du fait de cet insecte. Il est cependant possible qu'une partie de la mortalité soit imputable aux difficultés qu'éprouvent les parents à collecter une nourriture suffisante dans le contexte d'une forte concurrence intraspécifique qui découlerait des fortes densités, chaque couple n'occupant qu'un petit territoire. Le coût élevé de maintenance de fortes populations d'adultes serait ainsi en partie payé par la baisse de fécondité et une augmentation de la mortalité des jeunes au nid. Dans ces conditions, l'équilibre démographique ne peut être obtenu que grâce à une augmentation corrélative de la longévité des adultes. C'est à peu

près à la même conclusion que sont arrivés les CODY (1972) qui, dans leur étude sur les Troglodytes des îles péri-britanniques, pensent qu'un petit nombre d'œufs est associé aux effets combinés d'une longévité accrue des adultes et d'une proportion beaucoup plus faible de jeunes atteignant l'âge de la reproduction. C'est ce qui reste à prouver pour les Troglodytes et que nous sommes en train de tester sur les mesanges en baguant les poussins Rappelons que SNOW (1956) avait déjà trouvé chez la Mésange bleue une corrélation inverse entre les grandeurs de la ponte et la longévité : la mortalité, qui est d'environ 73 % par an en Angleterre pour une grandeur de ponte de 11 œufs, passe à 36 % aux Iles Canaries où elle est de 4,3 œufs. Au vu de ce dernier résultat, nous devrions trouver des valeurs intermédiaires en Corse.

4) Nous n'avons jamais noté de deuxième ponte en Corse alors que près de la moitié des couples de Mésanges noires l'entreprennent au Mont Ventoux ainsi qu'une infime proportion (3 %) des Mésanges bleues (MICHELLAND 1980). Cette absence de deuxième ponte en Corse abonde dans le sens d'une baisse générale de la fécondité annuelle. Elle serait de toute manière difficilement conciliable avec les dates de reproduction tardives.

Ces observations confirment bien la théorie de MAC ARTHUR et WILSON (1963 et 1967) selon laquelle les populations insulaires diminuent la probabilité d'extinction par des mécanismes adaptatifs comportementaux et démographiques qui ont pour effet d'optimiser l'abondance des populations et de garantir leur stabilité dans le temps et dans l'espace (cf aussi BLONDEL 1979). L'augmentation des densités élève le seuil de vulnérabilite de la population aux aléas écologiques du milieu. La stabilité dans le temps est acquise par un ralentissement de la vitesse de renouvellement des populations et l'énergie economisée par le fléchissement de l'effort de reproduction est réinvestie dans l'aptitude à la compétition et à la survie des adultes en milieu saturé et stable, ce que favorise encore la diminution de la prédation en milieu insulaire La baisse de fécondité est d'ailleurs un phénomène général sur les îles tant chez les plantes que chez les animaux (CARLQUIST 1974, CODY 1971). Quant à la stabilité dans l'espace, nous ne l'avons pas encore prouvée mais il s'agit d'une tendance évolutive bien connue pouvant conduire à la disparition des structures de dispersion dans les îles confinées et reculées (aptérisme). Dans le cas de nos mesanges, cette stabilité est d'ailleurs sanctionnée par le taxonomiste qui reconnaît les sous espèces *Parus caeruleus ogliastrae* et *Parus ater sardus* (VAURIE 1959) pour la Corse et la Sardaigne. Nos premières mesures à ce sujet montrent que pour huit paramètres morphologiques les Mésanges bleues de Corse sont significativement plus petites que celles du Mont Ventoux alors qu'il ne semble pas y avoir de différences entre les Mésanges noires.

Pour conclure, disons que nous rencontrons ici un ensemble de phénomènes caractéristiques des pressions de sélection de type K qui correspondent à une stratégie de survie en milieu stable et saturé comme

on la trouve sur les îles. MAC ARTHUR et WILSON (1967) ont montré pourquoi de telles populations avaient avantage à acquérir une telle stratégie ; l'intérêt de notre exemple est d'avoir montré comment, en fonction de leur environnement, deux populations d'une même espèce peuvent se situer en des points différents du gradient démographique r-K (BLONDEL 1979).

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement l'Office National des Forêts, Paul DU MERLE et Denise VIALE qui ont grandement facilité nos recherches sur le terrain, ainsi que Patrick BURG et René MAZET qui ont effectué de nombreux contrôles des nichoirs.

SUMMARY

Comparative analysis of demographic parameters (clutch size and breeding success and breeding time of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) and the Coal Tit (*Parus ater*) in Southern France (Provence) and on the island Corsica has given the following results : 1°) a delayed breeding cycle (from two four weeks) on the island ; 2°) the insular populations has lower clutch-sizes (mean difference : about 3 eggs) ; 3°) lower breeding success on the island (mean : about 57 % in the Coal Tit and 43 % in the Blue Tit) ; 4°) no second brood were noticed on Corsica.

These results are discussed in the light of the modern theory of island biogeography. One of our conclusions is that the high density of adults on Corsica is, thus, only possible through a higher year to year survival of adults there.

REFERENCES

BALEN, J.H. VAN (1973). — A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit (*Parus major*) in different habitats. *Ardea*, 61 : 1-93.

BLONDEL, J. (1979). — *Biogéographie et écologie.* Paris : Masson.

BLONDEL, J., et FROCHOT, B. (1976). — Caractères généraux de l'avifaune corse. *Bull. Soc. Sci. Hist. et Nat. Corse*, 96 : 63-74.

BLONDEL, J., et ISENMANN, P. (1979). — Insularité et démographie des mésanges du genre *Parus* (*Aves*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 289 : 161-164.

CARLQUIST, S. (1974). — *Island Biology.* New York and London : Columbia University Press.

CODY, M. (1971). — Ecological Aspects of Reproduction, *in* D.S. FARNER et J.R. KING, *Avian Biology*, I. New York and London : Academic Press.

CODY, M.L., et CODY, C.B. (1972). — Territory size, clutch-size, and food in populations of Wrens. *Condor*, 75 : 473-477.

FERRY, C., BLONDEL, J., et FROCHOT, B. (1976). — Plant successional stage and avifaunal structure on an island. *Proc. 16th Int. Orn. Congress*, Canberra : 643-653.

HAARTMAN, L. VON (1971). — Population Dynamics, *in* D.S. FARNER et J.R. KING, *Avian Biology*, I. New York and London : Academic Press.

HAKANEN, R., GRUNIN, K.J., et NUORTEVA, P. (1974). — Larvae of *Tripocalliphora lindneri* as subcutaneous pathogens on nestlings in the Subarctic. *Ann. Ent. Fennici*, 40 : 15-18.

HIGUCHI, H. (1976). — Comparative study on the breeding of mainland and island subspecies of the Varied Tit (*Parus varius*). *Tori*, 25 : 11-20.

KREBS, J.R. (1970). — Regulation of numbers in the Great Tit (*Parus major*). *J. Zool.*, 162 : 317-333.
— (1971). — Territory and breeding density in the Great Tit. *Ecology*, 52 : 2-22.
LACK, D. (1954). — *The Regulation of Animal Numbers*. Oxford : Clarendon Press.
— (1958). — A quantitative breeding study of British Tits. *Ardea*, 46 : 91-124.
— (1966). — *Populations Studies of Birds*. Oxford : Clarendon Press.
— (1971). — *Ecological Isolation in Birds*. Oxford and Edinburgh : Blackwell Scientific Publ.
— (1976). — *Island Biology*. Oxford : Blackwell Scientific Publ.
LINDNER, F. (1961). — Neue Wirtsvogel der Vogelblutfliege *Trypocalliphora lindneri*. *Vogelwarte*, 21 : 166-167.
MAC ARTHUR, R.H., et WILSON, E.O. (1963). — An equilibrum theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.
— (1967). — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton : Princeton Univ. Press.
MICHELLAND, D. (1980). — Etude de la reproduction des Mésanges dans la cédraie du Mont Ventoux (Vaucluse). *Alauda* (sous presse).
PERRINS, C.M. (1965). — Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit. *Journal Anim. Ecology*, 34 : 601-647.
SNOW, D. (1956). — The annual mortality of the Blue Tit in different parts of its range. *British Birds*, 49 : 174-177.
VAURIE, C. (1959). — *The Birds of the Palaearctic Fauna*. London : Witherby.

Laboratoire de Systématique et d'Ecologie Mediterranéennes, Institut de Botanique, 5, rue Broussonet, F-34000 Montpellier.

Eléments de démographie de la population d'Avocettes (*Recurvirostra avosetta*) de la côte atlantique française

par Jean-Marie WATIER et Olivier FOURNIER

(Ce travail est dédié à la mémoire du Docteur RICOULLEAU)

Cette publication est effectuée dans le cadre d'un programme agréé par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux à partir des activités de la Section « Gibier d'eau » de l'Office National de la Chasse qui ont notamment pour but de caractériser les aménagements expérimentaux de la Réserve de Chasse de Chanteloup (Vendée).

Créée en 1963 sur les conseils de MM. JOUANIN et RICOULLEAU (1961), cette réserve est un ancien marais salant de 38 hectares au cœur du marais d'Olonne. L'achat par le Conseil Supérieur de la Chasse avait eu pour but essentiel de protéger l'unique colonie atlantique française d'Avocettes qui s'était établie là dans les années cinquante. En 1976, l'Office National de la Chasse décida d'installer la « Section Gibier d'eau » dans les bâtiments rénovés de Chanteloup et lui confia la gestion de la réserve.

Le texte présenté ici se limitera à une énumération commentée des résultats acquis sur la démographie des Avocettes se reproduisant dans le marais d'Olonne. L'importance du peuplement sur le littoral atlantique sera évoqué dans ses grandes lignes. Les recherches entreprises depuis 1976 doivent se poursuivre pour préciser de nombreux points encore obscurs et parvenir à une réelle approche de la dynamique de cette population particulière.

1. Terrain d'étude et méthodes

1.1. *Présentation du marais d'Olonne.*

Ce marais côtier de 1 200 hectares est isolé de la mer par un cordon littoral boisé (forêt domaniale d'Olonne). Des descriptions détaillées en ont été faites (DOCHI 1970, BAUDIÈRE *et al.* 1973).

Seule une zone de 500 hectares, dans la partie centrale, zone des anciens marais salants et lagunes étendues, est fréquentée par une avifaune nombreuse et diversifiée (RICOULLEAU 1967, BORDAGE 1972, BROSSELIN 1976).

1.2. *Etat du milieu, hypothèses et aménagements.*

Le manque d'entretien du marais d'Olonne, entièrement artificialisé de longue date, et l'état d'abandon des structures de la Réserve de Chanteloup depuis la fin des activités salicoles vers 1950, conduisirent les gestionnaires à procéder d'urgence à une remise en état du système hydraulique : digues de séparation des bassins, vannes essentielles, circuits d'alimentation et de purge. Le lecteur se reportera à FOURNIER *et al.* (1978) et ADRET *et al.* (1978) pour plus de détails.

Le nombre de sites de nids semblait très restreint du fait de l'érosion et de la disparition des diguettes. Il a donc semblé évident que les nids des Avocettes regroupés et accessibles sur les restes de digues et diguettes étaient ainsi très vulnérables.

En 1976, pour les 95 couples nicheurs du marais d'Olonne, il fut noté un minimum de 190 pontes suivies d'un début de couvaison. Souvent après destruction de la première ponte, plusieurs pontes de remplacement furent nécessaires pour permettre à 33-38 couples d'avoir au moins un poussin éclos. Les pertes d'œufs semblaient le plus important et le plus visible des facteurs limitant la population depuis plusieurs années.

Aussi les essais de RICOULLEAU (*viva voce*) et OLNEY (1965) conduisirent à décider, parallèlement aux travaux de remise en état, la création d'îlots artificiels pour remplacer les sites « traditionnels ». Les aménagements furent effectués en septembre 1976.

1.3. *Méthodes d'observation.*

Les effectifs présents dans le marais d'Olonne sont suivis par un dénombrement complet à périodicité hebdomadaire.

Pendant la période de reproduction, des observations quotidiennes à distance depuis des points surélevés permettent d'établir une cartographie des nids accompagnée d'un récapitulatif de toutes les autres données obtenues sur le terrain : calendrier des installations, des éclosions, des échecs.. La ponte doit donc être suivie d'un début de couvaison pour être notée.

Le marquage coloré est utilisé depuis 1977. Chaque année un échantillon de 90 poussins environ, pris au hasard au long de la saison, est marqué visuellement. Deux à quatre bagues de cinq couleurs bien différentes sont posées au-dessus du tarse des deux pattes de chaque oiseau, permettant dans de bonnes conditions la reconnaissance de chaque individu. Une bague métallique numérotée du C.R.B.P.O. est posée sur le tarse.

L'identification des individus au télescope (× 40), est effectuée aussi systématiquement que possible mais dans la mesure du temps disponible.

Des observations plus globales sont aussi assurées sur l'ensemble du marais pendant la période d'élevage des poussins non volants afin de tenter de suivre l'évolution de la taille des familles, des emplacements occupés, les dates d'envol...

On doit souligner ici que la pression d'observation dans la totalité du marais d'Olonne peut être considérée comme tres importante eu egard aux facilites materielles (observatoires) dont disposent cinq observateurs expérimentés et compte tenu du caractère presque « exhibitionniste » de l'espèce étudiee, concentrée dans des milieux ouverts. Ceci ne doit pas faire oublier que les observateurs ne peuvent consacrer à l'Avocette qu'une tres faible partie de leur temps, souvent tôt le matin ou tard le soir.

Les autres localites du littoral atlantique ont été bien moins suivies et de manière irréguliere, souvent à l'occasion d'autres activites.

1.4. *Matériel obtenu.*

Toutes les données qui seront utilisées par la suite dans les figures ou dans le texte ont eté mises sous la forme d'un tableau. Le lecteur sera donc invité à s'y reporter.

Il detaille les données obtenues par observation sur le terrain (variables 1 à 8) et celles calculées à partir d'elles (variables 9 à 17).

Les modes d'obtention de ces différentes données sont les suivantes :

— pour 1), renseignements aimablement fournis par le G.O.A.S. (côte charentaise), le G.O. Vendéen (baie de Bourgneuf), la S.N.O.F.

TABLEAU 1. — Variables utilisées dans le présent travail.

Parametre / Année	1976	1977	1978	1979
1) Nombre de couples nicheurs de la population atlantique française			≈ 400	
Marais d'Olonne				
2) a) Effectif initial (en nombre d'individus)	≈ 200	≈ 300	≈ 410	≈ 42[illegible]
b) Nombre de couples nicheurs potentiels	(95)	≈ 145	≈ 205	≈ 210
3) Nombre de pontes (suivies d'un debut de couvaison)	(190)+	267	289	339
4) Nombre de destructions et d'abandons de ponte	≈ 155	159	144	172
5) Nombre de pontes arrivant à l'éclosion	≈ 35	108	145	16[illegible]
6) Taille moyenne des pontes	–	3,94	3,98	
7) Nombre moyen de poussins par famille à l'eclosion	–	2,90	3,34	3,[illegible]
8) Effectif en fin de période de reproduction	289	530	675	690
9) Nombre moyen de pontes de remplacement par couple nicheur	(1,+	0,8	0,4	0,6
10) Nombre total de poussins à l'éclosion	–	313	484	[illegible]
11) Nombre de poussins morts entre l'éclosion et l'envol, dont :	–	83	219	242
12) mortalité due aux intempéries	–	–	≃ 125	≃ 60
13) mortalité due à la prédation d'un Faucon crécerelle (Falco tinnunculus)	–	–	–	≃ 55
14) mortalité due à des causes indéterminées	–	83	94	127
15) Nombre total de poussins à l'envol	89	[illegible]	[illegible]	270
16) Nombre moyen de poussins par famille a l'envol	2,54	2,13	1,83	1,62
17) "Taux d'accroissement immediat"	1,44	1,76	1,64	1,64

(marais le Guerande), M JEANSON (Marquenterre) et le G.O.N. (port de Dunkerque...) (cf. fig. 1).

— pour 2), moyenne des dénombrements opérés sur tout le marais d'Olonne du 15 mai au 15 juin (adultes seulement).

— pour 3), 4) et 5), suivi quotidien de toute la population du marais (moins de précision en 1976).

- pour 6) et 7), observations à distance au télescope de nids bien visibles (échantillons).

— pour 8), décomptes des effectifs sur l'ensemble du marais d'Olonne en juillet-août (adultes et poussins).

— pour 9), le nombre de pontes de remplacement est obtenu en retranchant du nombre total de pontes, le nombre de couples nicheurs Le nombre moyen de pontes de remplacement par couple nicheur est égal au quotient du nombre de pontes de remplacement par le nombre de couples nicheurs.

— pour 10), le nombre total de poussins à l'éclosion est évalué. Il est égal au produit du nombre de pontes ayant abouti à l'éclosion d'au moins un jeune par le nombre moyen de poussins par nid à l'éclosion (valeur résultant d'observations).

pour 11), ce nombre résulte de la différence entre le nombre de poussins à l'envol et le nombre de poussins à l'éclosion.

— pour 12) et 13), ces deux mortalités ont été extrapolées pour l'ensemble du marais à partir des observations effectuées sur la Réserve qui concentre les 3/4 des familles.

— pour 14), la mortalité due à des causes indéterminées est obtenue par différence à la mortalité totale des deux mortalités observées.

pour 15), le nombre total de poussins à l'envol est égal à la différence entre l'effectif en fin de période de reproduction et l'effectif initial.

pour 16), la taille moyenne des familles à l'envol est égale au quotient du nombre de poussins à l'envol par le nombre de réussites des couples nicheurs.

— pour 17), le « taux d'accroissement immédiat » (taux de reproduction selon BLONDEL 1975) est obtenu par le rapport entre l'effectif en fin de période de reproduction et l'effectif initial.

2. DONNÉES GÉNÉRALES SUR LA POPULATION

2.1. *Colonies d'Avocettes sur le littoral français de l'Atlantique en 1978 contrôles et reprises des oiseaux bagués à Chanteloup.*

La localisation des principales colonies d'Avocettes en France est donnée par YEATMAN (1976). L'expansion sur la côte atlantique se poursuit puisqu'en 1978 il y avait 400 couples nicheurs d'Avocettes dont la moitié localisée dans les marais d'Olonne (fig. 1).

Pour le marais d'Olonne, les cent couples supplémentaires observés

entre 1976 et 1978 ont une provenance inconnue. Il est à souligner que l'accroissement du nombre des adultes nicheurs a simultanément été constaté dans la colonie de la baie de Bourgneuf (Noirmoutier et marais de Bouin) et au Marquenterre. Ce phénomène général pose la question des échanges à une échelle internationale. Il est en effet peu envisageable que la seule population d'Avocettes de la zone atlantique française dispose d'un nombre d'adultes non nicheurs (« inemployés ») correspondant à celui de l'accroissement des effectifs reproducteurs.

En ce qui concerne les contrôles et les reprises, il faut remarquer :

— un cas de nidification, dans les marais de Bouin, d'oiseaux bagués à Chanteloup ;

— une dispersion post-nuptiale allant de l'estuaire de la Loire au Bassin d'Arcachon ;

— des contrôles et reprises hivernales qui ne concernent que des individus de moins d'un an et ne permettent donc pas de localiser la zone d'hivernage. Il faut remarquer que la zone comprenant l'anse de l'Aiguillon, la baie de Bourgneuf et l'estuaire de la Loire accueille environ 10 000 hivernants (Mahéo 1979).

Rappelons qu'un individu, trouvé mort (mort récente) le 7 juin 1977, au milieu de la colonie de Chanteloup, avait été bagué poussin en Belgique en 1976. Soulignons aussi que quelques dizaines d'Avocettes estivent régulièrement en baie de l'Aiguillon et en d'autres lieux d'hivernage des populations nordiques.

Au vu de cette carte et sachant que les Avocettes sont peu fidèles à leur lieu de naissance (Cadbury et Olney 1978), on peut se demander quelles sont les relations des différentes colonies atlantiques françaises entre elles et vis-à-vis des importants contingents du nord-ouest européen.

Enfin, il faut ajouter qu'il est encore impossible de déterminer exactement la ou les zones d'hivernage des Avocettes du marais d'Olonne bien qu'il soit probable qu'elles n'aillent pas loin (observations hivernales des jeunes marqués).

L'observation des Avocettes marquées à Chanteloup permettra de quantifier les échanges si les bagues utilisées sont assez durables et si nous disposons d'un réseau d'observateurs suffisant.

2.2. *Cycle annuel de l'effectif des Avocettes dans le marais d'Olonne.*

Les variations de l'effectif dénombré dans le marais d'Olonne sur trois cycles annuels sont illustrées par la figure 2 ; on y note :

1) Un stationnement hivernal très faible, lié au niveau d'eau souvent défavorable (h > 30 cm dans les bassins). Un individu bagué poussin en juin 1979 a été observé à quatre reprises durant l'hiver 1979-1980 dans le marais d'Olonne.

2) Une arrivée progressive des reproducteurs de février à mai. L'utilisation du marquage coloré a permis de constater (en 1979) à partir du 14 mars, la présence de 16 individus bagués poussins en 1977, avant l'observation le 13 mai du 1er individu bagué en 1978. Les oiseaux de plus d'un an arrivent donc avant les plus jeunes.

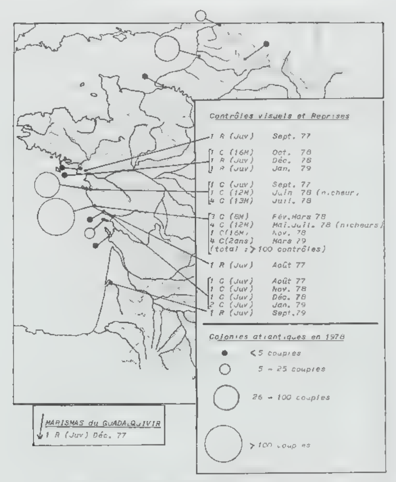


Fig. 1. — Les différentes colonies d'Avocettes en 1978 sur les zones littorales françaises de l'Atlantique et de la Manche : localisation des contrôles et reprises des poussins d'Avocettes marqués à Chanteloup depuis 1977.

3) Un accroissement en juin (1978 et 1979), juillet (1977) dû essentiellement à la reproduction (les poussins étant inclus dans l'effectif).

4) Une chute continue des effectifs entre juillet et octobre correspondant à la dispersion post-nuptiale (cf. fig. 1 et § 2.1). Il y a moins de 15 Avocettes en moyenne dans le marais en octobre alors que les conditions sont apparemment toujours aussi favorables.

Sur 35 individus présents le 19.09.79, 13 étaient marqués, tous des jeunes de l'année. Sur 13 Avocettes présentes le 11.10.79, 6 étaient marquées dont 5 en 1979 et 1 en 1978. Les jeunes oiseaux semblent quitter le marais en dernier.

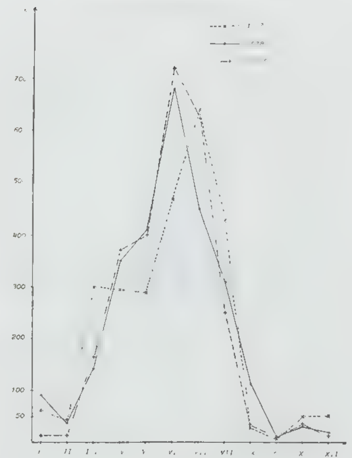


Fig. 2. — Effectif moyen mensuel d'Avocettes dans le marais d'Olonne.

3. Données démographiques obtenues sur le marais d'Olonne

3.1 *Pontes, éclosions, destructions et abandons lors de la nidification.*

La figure 3 montre l'augmentation des éclosions en relation avec l'utilisation très rapide des nouveaux îlots par les adultes reproducteurs. A l'évidence les Avocettes se sont adaptées de manière remarquable aux nouveaux sites de nids (1) offerts à partir de 1977 et y réussissent beaucoup mieux.

L'évolution du nombre des pontes et éclosions dans les différents

(1) Site de nid : environs immédiats de l'emplacement de chaque nid.

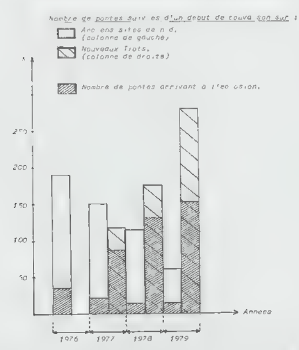


Fig. 3. — Evolution du nombre des éclosions comparé à celui des pontes sur les différents sites de nidification dans le marais d'Olonne.

sites de nidification (2) a eu pour conséquence un regroupement dans la Réserve de Chanteloup :

- 45 pontes (24 % du total dans le marais) en 1976, et 281 (83 %) en 1979 ;
- environ 12 éclosions (34 % du total des éclosions dans le marais) en 1976, et 152 (91 %) en 1979.

TABLEAU 2. — Taux d'échec selon les sites de nidification.

	Anciens sites (1978-1979)		Nouveaux îlots (1979)	
	N	%	N	%
Total des pontes observées	136		279	
Cause d'échecs :				
– Submersion	24	18	1	0,5
– Destruction par mammifères	87	64	75	27
– Destruction par oiseaux	–	–	42	15
– Non éclosion	1	1	7	3
– Abandon	–	–	2	1
Total des échecs	112	83	127	46,5

(2) Site de nidification : zone pouvant s'étendre sur plusieurs hectares et regroupant un ensemble de nids plus ou moins dispersés mais défendus collectivement (peut être assimilé au terme « colonie de reproduction »).

La suppression du phénomène de submersion des nids sur les nouveaux îlots est à remarquer. La prédominance des destructions de pontes par les mammifères, essentiellement Surmulots (*Rattus norvegicus*) et Renards (*Vulpes vulpes*) est à noter pour les deux types de sites de nidification. Les destructions par les oiseaux sont surtout dues aux Avocettes qui sur les nouveaux îlots cassent leurs œufs lors de querelles dues à des densités élevées. Par exemple, en 1978, sur un nouvel îlot où il y eut 42 nids sur 75 m², 31 réussites ont été notées. Les 11 nids détruits par les Avocettes se trouvaient tous en périphérie de l'îlot. La plupart des destructions eurent lieu lors du départ des premières familles.

Enfin, la faible importance des abandons par les couveurs est à retenir.

3.2. *Importance des éclosions.*

Les figures 4 et 5 montrent l'évolution des éclosions comparées respectivement au nombre total des pontes et au nombre de couples nicheurs. Si l'on compare les résultats de l'année 1977 à ceux de 1978, on constate une opposition dont l'explication est la suivante :

En 1977 (première année où les nouveaux îlots étaient disponibles)

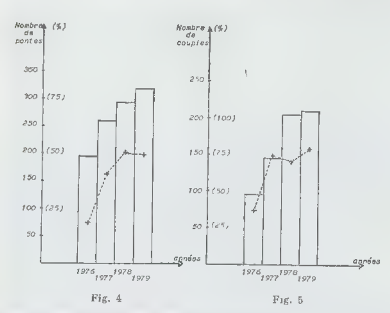


Fig. 4. — Pourcentage d'éclosions rapportées au nombre de pontes (en tireté) et nombre de pontes (histogramme).

Fig. 5. — Pourcentage d'éclosions rapportées au nombre de couples nicheurs (en tireté) et nombre de couples nicheurs potentiels (histogramme).

une centaine de couples ont niché comme en 1976 sur les anciens sites de nid traditionnellement occupés. La destruction de 90 % des nids poussa les couples à entreprendre des pontes de remplacement sur les nouveaux îlots. Un grand nombre d'éclosions fut alors enregistré.

En 1978, de nombreux couples nichèrent directement sur les nouveaux sites et réussirent leur première nichée sans avoir à subir d'échec.

Ceci explique la progression importante des éclosions, observée entre 1977 et 1978 sur la figure 4 où les éclosions passent de 40 % à 50 % du total des nids. En revanche, sur la figure 5 on note une régression de la proportion des éclosions qui passent de 77 % à 72 % du nombre des couples nicheurs. Le nombre d'éclosions est donc lié en partie au nombre des pontes et destructions entraînant une ponte de remplacement. Toutefois, la répartition des éclosions au cours de la saison de reproduction semble avoir une influence importante puisqu'à partir d'un certain moment (juin) les couples dont la ponte est détruite ne nichent plus (ADRET *et al.* 1978). Un autre paramètre semble important : c'est l'instant où se situe la destruction de la ponte à partir du début de couvaison. Ce facteur intervient-il dans la rapidité à entreprendre une ponte de remplacement et donc, dans le nombre des pontes possibles d'un couple donné au cours d'une saison de reproduction ?

D'autre part, les chiffres reflètent bien la rapide « familiarisation » des Avocettes aux nouveaux îlots disponibles en 1977 et son importance pour la démographie de cette population ; la réussite sur les nouveaux îlots représente maintenant plus de 90 % de la réussite de la population totale du marais d'Olonne.

3.3. *Age de première reproduction et nombre d'œufs par ponte.*

En Angleterre, les Avocettes ne nichent qu'à partir de l'âge de deux ans (CADBURY et OLNEY 1978). GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* (1977) ne citent qu'un seul cas de reproduction avec succès pour un oiseau âgé d'un an.

En 1978, dans la réserve, sur les quatre couples nicheurs dont un partenaire était âgé d'un an, trois d'entre eux se reproduisirent avec succès. De même qu'en 1979, où deux des quatre couples nicheurs dont l'un des partenaires était âgé d'un an réussirent à élever des poussins. D'après les observations sur le comportement (parades, postures et accouplement) les deux sexes peuvent se reproduire à cet âge (ADRET, com. pers.). Des Avocettes âgées d'un an se reproduisent donc. L'Avocette, pour sa première nidification, ne présentant pas une grande fidélité à son lieu de naissance (CADBURY et OLNEY 1978), leur nombre est probablement plus élevé qu'il ne paraît ici, car aux individus de la colonie de Chanteloup notés en 1978, il faut au moins ajouter un reproducteur d'un an (né et marqué à Chanteloup) observé en 1978 dans la colonie de la lagune de Bouin, 50 km au nord (obs. pers.).

TABLEAU 3. — Nombre d'œufs par ponte complète dans la Réserve de Chanteloup.

Pontes complètes observées en 1977 (N = 17) :		
1 avec 5 œufs		
14 avec 4 œufs	moyenne :	3,94
2 avec 3 œufs	écart-type :	0,429
Pontes complètes observées en 1978 (N = 54) :		
2 avec 5 œufs		
49 avec 4 œufs	moyenne :	3,98
3 avec 3 œufs	écart-type :	0,307

Lévêque (cité dans Glutz von Blotzheim *et al.* 1977) donne une moyenne de 3,96 œufs par couple en Camargue. La taille de la ponte chez l'Avocette semble donc être un paramètre stable avec 4 œufs.

3.4. *Nombre de poussins à l'éclosion*

TABLEAU 4. — Nombre de poussins par couple à l'éclosion dans la Réserve de Chanteloup.

1977 (N = 64)	15 de 4 poussins		
	32 de 3 poussins		
	13 de 2 poussins	moyenne :	2,90
	4 de 1 poussin	écart-type :	0,830
1978 (N = 65)	32 de 4 poussins		
	25 de 3 poussins		
	6 de 2 poussins	moyenne :	3,34
	2 de 1 poussin	écart-type :	0,776
1979 (N = 55)	1 de 5 poussins		
	18 de 4 poussins		
	23 de 3 poussins		
	10 de 2 poussins	moyenne :	3,07
	3 de 1 poussin	écart-type :	0,900

Ce tableau montre que le taux d'éclosion semble varier légerement d'une année à l'autre.

L'importance des écarts-types peut être expliquee par l'effet des longues périodes pluvieuses : dans les nids peu élabores où la ponte est en contact direct avec le sol, certains œufs s'enfoncent dans la glaise ; la couveuse ne peut plus les retourner, ce qui est fatal aux embryons ; aussi ces nids ne donnent-ils à l'éclosion qu'un à deux poussins contre trois à quatre pour ceux garnis de materiaux isolants (Adret, com. pers.).

Le taux d'éclosion semble donc dépendre en grande partie de l'efficacité de la protection des œufs dans le nid selon les conditions météorologiques régnant pendant la couvaison.

3.5. *Mortalité des poussins et productivité annuelle.*

Dans le marais d'Olonne, les familles complètes abandonnent le site de nid 24 à 48 heures après la naissance du premier poussin. Elles partent à la recherche d'une zone d'alimentation favorable, plus ou moins définie et éloignée des sites de nidification, que les parents peuvent défendre jusqu'à l'envol des jeunes (Adret *et al.* 1978). Ces trajets sont impossibles à suivre avec rigueur. La mortalite qui survient dans ces circonstances,

lors de ces déplacements quelquefois sur de grandes distances, des digues, routes , constitue l'essentiel de ce que nous appelons ici « mortalité due à des causes indéterminées ».

A partir du moment où les poussins sont sur leur « territoire », l'agressivité des parents est telle que tout intrus ailé, du Milan noir (*Milvus migrans*) à la Bergeronnette grise (*Motacilla alba*), est écarté. La survie des poussins est donc mieux assurée qu'au départ La disparition inexpliquée des poussins sur leur territoire sera ici confondue pour l'instant avec la mortalité nommee ci-dessus. Elle est relativement faible, sauf en cas d'événements occasionnels qui peuvent provoquer une mortalité massive, mais quantifiable car elle est soit localisée, soit brève, soit limitee à une catégorie de poussins. Deux causes importantes de ce dernier phénomène ont pour l'instant été notées :

— période de très mauvais temps (pluie continue, grêle, températures anormalement basses) sans interruption pendant plus de 48 heures, tuant les poussins de toutes les classes d'âge ;

spécialisation d'un Faucon crecerelle (*Falco tinnunculus*), en 1979, prélevant des poussins de moins de quinze jours.

La figure 6 montre l'importance des différentes causes de mortalité pendant trois années. La mortalité due à des causes indéterminées semble assez constante et intéresse 20 à 30 % des poussins. La mortalité due

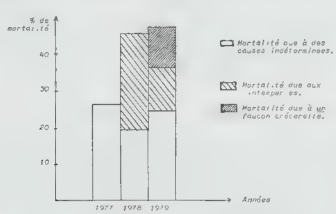


Fig. 6. — Importance des différentes causes de mortalité des poussins entre l'éclosion et l'envol dans le marais d'Olonne.

aux intempéries et à un Faucon crecerelle a varié de 0 à 26 % pour nos trois années de réference. Les differences annuelles dans le taux de mortalité des poussins semblent essentiellement dues à des circonstances occasionnelles (surtout climatiques) qui peuvent faire fluctuer ce taux du simple au double.

Il sera nécessaire, pour apprécier ces données, de suivre, sur leur territoire, un important echantillon de familles depuis l'éclosion jusqu'à l'envol.

Le phénomene observe sur la figure 7 pourrait être attribué a l'autorégulation d'une population disposant d'un milieu limité. Cette hypothese, qui fixerait à environ 300 le nombre maximum de poussins produits annuellement dans les conditions actuelles du marais d'Olonne, necessite un complement de travail comme indiqué ci dessus. Sa caracterisation semble indispensable aussi bien à l'amélioration du fonctionnement ecologique du marais (diversité des chaînes et des niches alimentaires) qu'à la prévision des possibilités de colonisation extérieure.

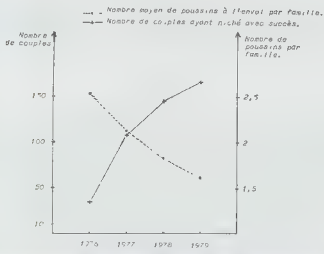


Fig. 7. - Nombre moyen de poussins à l'envol par famille comparé au nombre de couples ayant obtenu éclosion des poussins dans le marais d'Olonne.

3.6. *Taux d'accroissement immédiat de la population d'Avocettes du marais d'Olonne.*

Ce probleme a déjà été abordé par FOURNIER *et al.* (1977, 1978) et par ADRET *et al.* (1978).

L'augmentation du taux d'accroissement immédiat entre 1976 et les années suivantes est à rapprocher de celui observé en Angleterre sur la colonie d'Havergate, où ce taux est passé de 1,65 (moyenne 1947 1957) pendant l'expansion de la colonie, à 1,42 (moyenne 1968-1976) en phase de stabilité (RICHARDS *in litt.*, CADBURY et OLNEY 1978).

D'après le taux d'accroissement immédiat, la colonie d'Avocettes du marais d'Olonne est en expansion ; ceci se traduit par l'accroissement de l'effectif nicheur. Il est à noter que pour un effectif nicheur semblable en 1978 et 1979, le taux d'accroissement immédiat a été le même dans des conditions fort differentes tant en ce qui concerne le succes à l'éclosion que la mortalité des poussins.

Comme nous l'avons déjà souligné (§ 3.1), l'effectif nicheur est remarquablement stable durant la saison de reproduction. Le nombre

des abandons de nids non expliqués est d'environ 1 % et la disparition de parents pendant l'élevage des poussins est exceptionnelle. Les couples marqués dont le nid a été détruit par un mammifère sont tôt ou tard retrouvés dans les environs. La mortalité des adultes reproducteurs durant cette période avril-juillet est considérée ici comme négligeable.

3.7. *Mortalité en dehors de la période de reproduction.*

Les lacunes concernant la connaissance des zones de séjour et d'hivernage de la population empêchent toute approche, pour l'instant, de la mortalité et de ses causes dans cette période internuptiale.

Conclusion

Les éléments donnés ici ne représentent encore qu'une partie des paramètres nécessaires à la compréhension de la dynamique de la population d'Avocettes de la côte atlantique française. De très intéressantes voies de recherche apparaissent déjà ; elles seront, si possible, suivies dans les années à venir. Mais déjà nous pouvons énoncer quelques résultats :

— le marais d'Olonne et la réserve aménagée de Chanteloup constituent une zone importante de reproduction pour les Avocettes ;
— la reproduction peut intervenir dès l'âge d'un an ;
— l'importance des pontes est constante (4 œufs) ;
— les facteurs atmosphériques prédominent les fluctuations annuelles de la mortalité des embryons et des poussins ;
— la mortalité des adultes nicheurs pendant la reproduction est presque nulle.

Ces quelques résultats permettent d'envisager des applications pratiques en vue de la bonne gestion de cette population. La plus évidente est de protéger, puis d'aménager d'autres zones afin de permettre une dispersion des colonies de reproduction et un accroissement de l'effectif global. Ainsi, on peut être certain que l'avenir de la population ne dépendra plus seulement des quelques localités de reproduction regroupant actuellement 99 % des effectifs.

REMERCIEMENTS

Sans le concours de Patrice Adret, Michel Fouquet et Jean-Claude Rousselot, ce travail aurait été bien incomplet. Christian Erard, Paul Havet, Georges Hémery et Guy Jarry ont relu le manuscrit et ont apporté beaucoup pour sa rédaction finale. Sylviane Fournier et Pierrette Dubois ont assuré la dactylographie et la présentation du manuscrit.

SUMMARY

Demographic data on Avocet populations established in the fifties on the french atlantic coast are being obtained since 1976 through a study of the evolution of the main breeding colony in Chanteloup Reserve (Olonne marshes, Vendée). The paper presents effects of the management of these ancient salt-pans on the number of pairs and reproduction rate The first comparative results on mortality factors affecting the yearly breeding success, show the importance of meteorological conditions. Colour ringing each year of sample of *pulli*, and analysis of resightings, are beginning to give results, first year breeding birds, breeding and post breeding dispersal range... The lack of knowledge of the winter period does not yet allow one to discuss the annual cycle and mortality rate

However, the first results show that it should be possible to increase the number of breeding pairs and breeding localities of this small population by protection and management of other artificial salt-lagoons on the atlantic coast.

REFERENCES

AUBRET, P., FOURNIER, O., ROUSSELOT, J.C., et WATIER, J.M. (1978). — Premiers résultats (1976 1978) des recherches sur la conservation de la population d'Avocettes *Recurvirostra avosetta* de Vendée. *Le Héron*, 4 : 5-44.

BAUDIÈRE, A., DALIBON, L., et SIMONEAU, P. (1973). *Les Marais d'Olonne. étude phyto-écologique*. Laboratoire de Botanique, Université de Perpignan, *communication*.

BLONDEL, J (1975). — La dynamique des populations d'oiseaux, pp. 147 232 *in* LAMOTTE, M., et BOURLIÈRE, F., Eds. *La démographie des populations de vertébrés*. Masson, Paris.

BORDAGE, M.C. 1972) *La Réserve de l'Ile d Olonne (Vendée), centre de nidification d'Avocettes*. Thèse de Doctorat Vétérinaire, Poitiers.

BROSSELIN, M (1976). — Les Réserves de Vendée. *Le Courrier de la Nature*, 43 : 113-126.

CADBURY, C.Y., et OLNEY, P.J.S. (1978). — Avocet population dynamics in England. *Brit. Birds*, 71 : 102-121.

DOCHI, T. (1970). — *Ecologie des étangs littoraux de la région des Sables-d'Olonne*. Thèse doctorat de spécialité (Océanographie biologique), Université de Rennes.

FOURNIER, O., et WATIER J.M. 1978) Premiers résultats des recherches sur la conservation de la population d'Avocettes de Vendée (Résumé). *Bull. Mens. O.N.C.*, 19 : 15-19.

FOURNIER, O, et WATIER, J M (1977) La population d'Avocettes de Vendée et la Réserve de Chanteloup. *Bull. Mens. O.N.C.*, 2 : 17-19.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N., BAUER, K.M., et BEZZEL, E. (1977) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, band 7. Akad. Verlag, Wiesbaden.

JOUANIN, C., et RICOULLEAU, H (1961) *Rapport sur la constitution éventuelle d'une réserve zoologique dans le marais d Olonne, Vendée* (non publié).

MAHÉO, R. (1979) *Limicoles séjournant en France (zone maritime) - Janvier Février - Mars* 1979. I.W.R.B., Section Française.

OLNEY, P (1965). — Management of Avocet habitats in Suffolk. *Bird Notes*, 31 : 315-319.

RICOULLEAU, H. (1967). *Situation de la Reserve de Chanteloup après 3 ans de mise en œuvre* (non publié).

YEATMAN, L. (1976). — *Atlas des oiseaux nicheurs de France*. Société Ornithologique de France, Paris.

Office National de la Chasse,
Section Gibier d'eau,
Réserve de Chanteloup,
85340 Olonne-sur-Mer.

Recensement hivernal des limicoles et autres oiseaux aquatiques sur le Banc d'Arguin (Mauritanie) (Hiver 1978/1979)

par E. et J. TROTIGNON, M. BAILLOU, J.-F. DEJONGHE, L. DUHAUTOIS et M. LECOMTE

Le recensement des oiseaux présents sur le Banc d'Arguin en hiver n'avait pu être effectué de façon satisfaisante jusqu'à ces dernières années. Une première mission avait eu lieu durant l'hiver 1971/72 (PÉTETIN et TROTIGNON 1972) mais n'avait pu consacrer qu'une semaine aux prospections sur le terrain. Un hivernage massif de limicoles, estimé à un million d'individus, avait été mis en évidence, sans qu'il ait été possible, toutefois, de visiter tous les sites susceptibles de servir de reposoir à ces oiseaux à marée haute. Les renseignements fournis sur les autres espèces étaient également limités : hivernage minimal de 32 000 Flamants roses *Phoenicopterus ruber* et quelques milliers de Spatules blanches *Platalea leucorodia*, notamment.

Une seconde mission, organisée avec des moyens beaucoup plus importants durant l'automne 1973 (KNIGHT et DICK 1975) devait fournir quant à elle des résultats bien plus nombreux sur l'avifaune du Banc à cette époque de l'année. Les études menées sur les limicoles, oiseaux spécialement concernés par cette expédition, procurèrent ainsi des données qualitatives et quantitatives précises et confirmèrent la probabilité d'un hivernage proche d'un million d'individus. L'époque du recensement (mi-octobre) ne correspondait pas, toutefois, à la période hivernale proprement dite, ce qui laissait à penser que certains résultats avaient peut-être été un peu rapidement considérés comme voisins de ceux de l'hivernage au sens strict.

Aucune des deux missions, par ailleurs, n'avait visité les secteurs situés au nord de l'archipel de Tidra : vasières s'étendant entre le cap Tafarit et Ten Alloul, vasières et îles de la baie d'Arguin. L'immensité des lieux et la difficulté d'accès de multiples secteurs, enfin, avaient contraint les observateurs de négliger certaines parties de la côte de l'île Tidra, longue au total, il est vrai, de plus de soixante kilomètres.

Pour ces différentes raisons, auxquelles il faut ajouter l'absence

de moyens de transport rapides et bien equipés, les recensements précédemment effectués ne pouvaient être tenus pour exhaustifs ni réellement satisfaisants.

La création du Parc National du Banc d'Arguin devait heureusement remédier rapidement à cet état de fait. Les moyens en matériel et personnel consentis par la Mauritanie au fonctionnement de cet organisme permettaient d'envisager un nouveau recensement, tandis que l'octroi au Parc, par le Fonds Mondial pour la Nature, d'une vedette, de canots zodiac et d'un matériel radio sophistiqué autorisait l'exécution d'une prospection complète et rapide des lieux. L'aide financière apportee par l'Association de soutien au Parc National du Banc d'Arguin, quant a elle, permettait au Parc de s'assurer le concours de plusieurs ornithologues familiers des décomptes d'oiseaux aquatiques.

I. — METHODOLOGIE

Le recensement fut exécuté du 6.12.78 au 28.1.79, entre la presqu'île du cap Blanc au nord et la presqu'île de Thila au sud (voir carte).

L'inclusion de la presqu'île du cap Blanc dans cette prospection nous a paru nécessaire bien que cette région soit située en marge du Banc d'Arguin proprement dit . les milieux favorables au stationnement des oiseaux aquatiques dans ce secteur (baie de l'Etoile, baie du Repos, pointe Rey) sont en effet semblables à bien des égards à ceux du Banc, qu'ils annoncent en quelque sorte lorsque l'on progresse, depuis la frontiere marocaine, vers notre zone d'étude.

Il faut en réalité remonter aux environs de Dakhla (anciennement Villa-Cisneros), à trois cent cinquante kilometres au nord de Nouadhibou, pour retrouver, au fond de la baie du même nom, des vasières propices au stationnement des limicoles, des laridés et des grands échassiers, en dépit de leur faible superficie.

La quasi-totalité des secteurs favorables au séjour des oiseaux aquatiques, entre la baie de l'Etoile et Teichot, put être visitée à marée haute, lorsque les reposoirs se constituent sur les îles ou les plages du continent, voire également à marée basse dans certains cas (voir carte) Plusieurs dizaines de reposoirs de limicoles, spécialement, purent ainsi être mis en évidence. Il est toutefois impossible de préciser le nombre exact de ceux-ci. Sur l'île Tidra, par exemple, ou sur la côte sud du cap Tafarit, ces reposoirs se répartissent en effet de façon linéaire en bordure du flot sans qu'apparaisse un regroupement bien défini des oiseaux dans l'espace, à la différence de ce qui peut être observé sur les îles ou presqu'îles. Aussi toute tentative de localisation précise des reposoirs est elle superflue. Il apparaît d'ailleurs que si certaines espèces se regroupent de préférence à marée haute dans certains accidents côtiers, tels que les petites baies, d'autres peuvent opter, à l'inverse pour l'arrière côte et ses vastes sebkhas (1) où ils se disséminent par

(1) Etendues argileuses salées dépourvues de végétation bordant les plages

groupes lâches (Bécasseau variable *Calidris alpina*, Bécasseau cocorli *Calidris ferruginea*, Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, Gravelot à collier interrompu *Charadrius alexandrinus*. Les reposoirs de limicoles sont de ce fait beaucoup plus disséminés sur la côte saharienne qu'en Europe, où les activités humaines et le développement de la végétation littorale obligent les oiseaux à se regrouper dans des localités bien définies.

Cette particularité nous contraignit à prospecter à pied de nombreux secteurs littoraux : plage au nord de Ten Alloul, côte ouest de Tidra, pourtour de Kiji notamment. Les décomptes sur les sites d'étendue plus restreinte, îles, presqu'îles ou baies de faible superficie, furent effectués depuis le bateau lorsqu'un mouillage favorable existait à proximité des reposoirs, ou à pied lorsque l'étendue des vasières ou la dissémination des oiseaux interdisait un dénombrement précis des rassemblements depuis l'embarcation.

Les localités visitées et les dates des prospections furent les suivantes :

1) Presqu'île du cap Blanc : fond de la baie de l'Archimède, rivière et baie de l'Étoile, lagune de l'aéroport, pointe Rey, baie du Repos, port de Nouadhibou, environs de Cansado, cap Blanc, plages au nord de La Güera : à plusieurs reprises entre le 6-12-78 et le 31-1-79.
2) Cap Sainte Anne à cap d'Arguin : îlot des Pélicans, cap Sainte-Anne, plages situées entre les deux caps : 20 et 21-12 78
3) Baie d'Arguin : îles d'Arguin, de l'Ardent, Marguerite, des Flamants, plages sud-ouest, ouest et nord-est de la baie : 21 au 25-12-78
4) Cap El Saas à cap Teggarat : plages et pointes entre ces deux localités : 5-1-79.
5) Région de Chickchitt : du cap Tafarit au nord au village de Ten Alloul au sud, avec les îles Chickchitt et Kiaone : 5 et 6-1-79.
6) Région d'Iouik : baie d'Aouâtil : baie au nord du village d'Iouik, île Zira, côte entre Iouik et Fouidige, plages au nord et au sud de Tivide : 7, 8, 9 et 14-1-79.
7) Ile Niroumi : 12-1-79.
8) Région nord de l'île Tidra : îlots Arnefou, du Cocorli (îlot non précisé sur les cartes, baptisé pour plus de commodités) mangrove de Tidra, plages des pointes nord de Tidra : 12 et 13 1 79
9) Côte ouest de l'île Tidra : de la pointe nord-ouest de l'île jusqu'à l'îlot Touiguerouit, île Aragver : 13-1-79.
10) Ile Nair : 10-1-79.
11) Ile Arel : 11-1-79.
12) Environs de Teichot : plage du village, baie au sud : 24-1-79.
13) Iles Cheddid et Touffat : 25-1-79.
14) Ile Kiji : pourtour complet de l'île : 26-1-79.
15) Région sud-ouest de l'île Tidra : du village de Rgueiba-Tidra au sud à la latitude du centre de l'île Kiji : 27-1-79.
16) Chenal sud de la presqu'île de Gouchna au nord au village de Rgueiba-Tidra au sud et de la presqu'île de Serini au nord, à la pointe d'Ajouir au sud, baie d'Ajouir : 23 et 24-1-79
17) Cap Tessit : 28-1-79.
18) Région nord-est de l'île Tidra : îlot au nord de Gouchna, île Iwili, îlot Gibene : 28-1-79.

Les localités suivantes ne purent toutefois pas être visitées faute de temps :

a) Côte entre le cap Tivide au nord et le cap Tessit au sud.
b) Côte est de l'île Tidra, de la pointe NE à la latitude de la partie méridionale de l'île Gouchna.
c) Côte occidentale de l'île Niroumi.
d) Baie de Saint-Jean et cap Timiris.

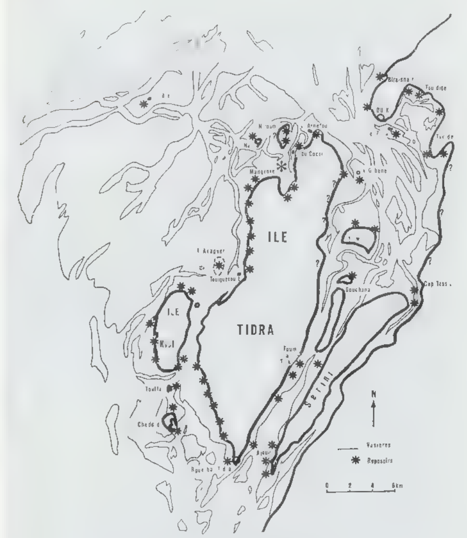
Nous préciserons enfin que le recensement de l'île Aragver (île temporaire,



Carte 1 Localisation des reposoirs de Limicoles.
(pour detail de l'encadré, voir carte 2)

Source MNHN Paris

recouverte aux plus forts coefficients), à l'ouest de Tidra, n'a pu être réalisé avec les soins nécessaires, faute d'un accès direct sur le site même. Les estimations ont été effectuées depuis la côte de Tidra en face de l'île donc, mais de trop loin pour pouvoir être considérées comme exhaustives. En réalité, ce reposoir, implanté dans un des secteurs les plus riches du Banc, doit accueillir à marée haute beaucoup plus d'oiseaux (surtout des limicoles) que nous ne l'avons indiqué.



Carte 2. Localisation des reposoirs de Limicoles autour de l'île Tidra

II. — PRESENTATION DES RESULTATS

Nous évoquerons successivement chaque espèce en respectant l'ordre systématique, exception faite pour les limicoles qui, du fait de leur abondance particulière sur le Banc, seront traités à part, en fin de compte-rendu. Des tableaux et des cartes synthétiseront, parallèlement, les résultats acquis sur le terrain (tableaux I et II).

Grèbe castagneux, *Podiceps ruficollis*.

1 individu à Iouik le 23.1.79.

Puffin sp.

1 individu à ventre blanc dans la baie du Lévrier le 29.1.79.

Pétrel sp.

11 individus à croupion blanc dans la baie du Lévrier le 16.1.79. 2 le 29.1

Fou de Bassan, *Sula bassana*.

Plusieurs dizaines ou centaines d'individus notés à chaque sortie dans la baie du Lévrier, au cap Blanc ou sur la côte au nord de la Guera en décembre et janvier (immatures essentiellement).

Pélican blanc, *Pelecanus onocrotalus*.

L'espèce parait avoir niché en aussi grand nombre cet hiver qu'en 1976 (pas de données pour 1977) : 1 500 couples environ. Les observations ont révélé la présence de 1 600 grands jeunes, pratiquement tous en âge de voler ou déjà volants sur l'île, ainsi que celle de 300 cadavres de jeunes, de taille adulte pour la plupart. Plusieurs dizaines d'autres cadavres ont été notés en d'autres localités du Banc, essentiellement au sud de l'île Arel. L'importance de la mortalité juvénile chez le Pélican blanc a été régulièrement constatée par les observateurs. Sur le Banc d'Arguin, ce sont les navigateurs portugais qui l'ont évoquée pour la première fois, au xve siècle. Cette mortalité semble frapper essentiellement les oiseaux immatures qui sont en âge de quitter la colonie, d'après ce que nous avons pu constater.

Les pélicans immatures semblent d'ailleurs être très vite livrés à eux-mêmes, car nos observations ne concluent qu'à la présence d'environ un millier d'adultes sur le Banc au mois de janvier. Bon nombre d'oiseaux se sont manifestement déjà déplacés, à cette époque, vers d'autres contrées : Sénégal (et Mali ?).

Grand Cormoran, *Phalacrocorax carbo lucidus*.

Les oiseaux nicheurs comptent 15 couples sur la petite Kiaone et 304 sur la grande Kiaone. La nidification en est à tous les stades : œufs, poussins de toute taille, jeunes volant. 20 et 500 à 600 couples avaient été respectivement trouvés sur les mêmes sites le 2.11.78, en début de nidification. Le total des oiseaux nicheurs pour les deux îles est estimé à 900 à 1 000 couples.

Sur l'île Arel, 200 oiseaux adultes sont dénombrés autour de quelques centaines de nids bâtis sur la face sud. Les grands poussins paraissent être les plus nombreux et la nidification toucher à sa fin. Nous ne pouvons donner un effectif de couples nicheurs précis pour cette localité que nous n'avons pu visiter au début de la saison de reproduction. Un minimum de 500 couples nous paraît cependant vraisemblable, compte tenu du nombre de vieux nids observés.

Sur le Banc, les individus non nicheurs se rassemblent essentiellement à l'île Arel, où 4 000 oiseaux (adultes essentiellement) sont présents à marée haute, et secondairement autour de l'île Kiji et entre l'île Tidra et le continent. Un groupe de 1 500 oiseaux adultes et jeunes de l'année a été également noté sur les bancs de vase situés à l'ouest de la pointe nord de Tidra, à marée basse. A l'opposé, les îles Kiaone ne semblent retenir aucun des oiseaux s'étant reproduits sur les lieux.

L'estimation globale des individus présents sur le Banc en hiver est assez difficile à définir, le Grand Cormoran pouvant pêcher çà et là par groupes à marée haute, à la différence de la plupart des autres espèces. Nous pensons qu'un minimum de 6 500 individus en plumage adulte peut toutefois être retenu. Si l'on déduit de cet effectif les quelques 3 000 oiseaux qui se reproduisent sur les lieux, on constate que le Banc accueille en hiver 3 500 autres oiseaux qui peuvent être des individus encore inaptes à la reproduction. On peut aussi se demander dans quelle mesure une partie de ces oiseaux n'est pas issue des riches colonies sénégalaises (Djoudj notamment).

Cormoran africain, *Phalacrocorax africanus.*

Ce cormoran ne se rencontre qu'à partir du cap Tafarit lorsque l'on progresse vers le sud depuis Nouadhibou. L'essentiel des oiseaux au reposoir a été noté à l'île Zira et, très secondairement, à l'îlot Chickchitt. La non observation de l'espèce à Arel est peut-être due à une inadvertance de notre part. Les observations effectuées à la nuit tombante à Foum al-Trik semblent indiquer que les oiseaux qui passent la nuit à Zira vont pêcher pour parties, dans la journée, au sud-est de Tidra (chenal) : 550 individus comptés, en vol vers Zira (ou Gibene, Iwili ?).

L'effectif global trouvé sur le Banc indique que plusieurs milliers d'oiseaux paraissent quitter la région après la saison de reproduction (4 000 couples nicheurs), à destination de contrées plus méridionales.

Héron cendré, *Ardea cinerea.*

La reproduction de l'espèce est terminée à la grande Kiaone au début du mois de janvier tandis qu'à l'île Arel plusieurs grands poussins sont encore présents sur la face sud du site.

Cette espèce se répartit assez uniformément sur le Banc en hiver d'après nos observations. Le problème du pourcentage des nicheurs locaux *Ardea cinerea monicae* dans la totalité des individus observés se pose cependant. A l'île Touffat où une détermination précise des deux sous-espèces a été effectuée, il apparaît que la sous-espèce type, originaire d'Europe, est largement majoritaire : 121 individus contre 35 « locaux »,

à l'îlot Chickchitt, de même, 30 *monicae* seulement sont recensés sur un total de 111 oiseaux ; à la baie de l'Etoile, la totalité des individus dénombrés (76) en décembre sont de la sous-espèce type. Il ressort de ces observations que le Banc d'Arguin accueille en hiver plusieurs centaines de hérons originaires d'Europe (encore que les individus immatures nés sur les lieux soient difficiles à différencier des migrateurs, en raison de leur livrée gris-foncé). Cet effectif migrateur doit se situer entre 1 500 et 2 000 oiseaux vraisemblablement. Une part des oiseaux nicheurs semble donc quitter le Banc en hiver (1 000 à 1 500 couples nicheurs), à destination de quartiers d'hivernage plus méridionaux.

Aigrette garzette, *Egretta garzetta*.

C'est autour de l'île Arel que se concentre la majorité des individus qui hivernent sur le Banc d'Arguin : 1 100 oiseaux sur un total de 1 500. L'abondance de cette espèce sur le Banc dénote son attirance pour un milieu strictement marin en hivernage. Rappelons que seules quelques aigrettes « blanches » nichent dans la région en été (une dizaine environ) ce qui confirme l'origine paléarctique des oiseaux observés (un individu bagué, trouvé mort sur l'île Nair au printemps 1974, était d'ailleurs originaire du delta du Guadalquivir, dans le sud-ouest de l'Espagne).

Aigrette dimorphe, *Egretta gularis*.

A la différence de la précédente, cette espèce se répartit de façon beaucoup plus harmonieuse sur le Banc en hiver bien que l'île Arel accueille 37,5 % du total des oiseaux hivernants.

L'effectif total trouvé (1 565 individus) indique que la moitié au moins des individus nicheurs (1 000 couples) quitte la région avant l'hiver à destination de l'Afrique noire.

Spatule blanche, *Platalea leucorodia*.

La grande majorité (37 %) des spatules hivernant sur le Banc se rassemble autour de l'île Arel, où 2 500 individus sont dénombrés, mais des groupes de quelques centaines d'oiseaux s'observent sur la plupart des îles à marée haute.

L'origine hollandaise d'une partie des hivernants est prouvée par l'observation d'oiseaux porteurs de bagues colorées à l'île Arel (un individu) et à la baie de l'Etoile (3 parmi 60 oiseaux, le 17.12.78).

Les spatules nicheuses sur le Banc d'Arguin ne semblent pas quitter la région en hiver, dans leur majorité tout au moins, si l'on considère l'effectif total trouvé (6 800 oiseaux, 1 200 couples nicheurs au minimum en 1978). Il est vraisemblable que le Banc d'Arguin constitue, parallèlement, un lieu d'hivernage notoire pour les spatules hollandaises (et espagnoles ?) : plusieurs centaines sans doute.

Flamant rose, *Phoenicopterus ruber*.

Le Flamant hiverne en très grand nombre sur le Banc d'Arguin, puisque nous avons dénombré 52 000 individus au total. Ce chiffre doit toutefois être considéré comme un minimum, les oiseaux se tenant loin

de toute côte et donc de tout poste d'observation terrestre, essentiellement à l'ouest de l'île Tidra, sur des vasières qu'ils parsement aussi loin que peu porter le regard. Nos estimations dans ce secteur ne sauraient donc être tenues pour exhaustives et gagneraient à être précisées par des observations aériennes. Nous pensons pour cette raison qu'un effectif de 60 000 à 70 000 individus doit être plus proche de la réalité, compte tenu des secteurs que nous n'avons pu recenser à la jumelle. Les hauts fonds situés au nord et au nord-est de l'île Arel retiennent peut-être également des oiseaux que nous n'avons pu apercevoir.

La rareté de l'espèce dans la baie d'Arguin est frappante (1/0 individus) quand l'on songe que cette localité accueille jusqu'à 3 000 couples nicheurs au printemps.

Les oiseaux immatures de première ou deuxième année ont été trouvés en très faible proportion : sur les côtes occidentales de l'île Kiji 17 individus seulement sont immatures (pratiquement tous de première année) sur un total de 1 167 oiseaux ; sur la face orientale de cette île, de même, 7 jeunes de première année sont seuls notés parmi 1 200 adultes. Une telle proportion se retrouve chez 7 500 oiseaux recensés le long de la côte nord ouest de Tidra. La rareté des jeunes flamants est singulière compte tenu de l'effectif reproducteur de 1978 (plusieurs centaines de couples au minimum et, plus vraisemblablement, un effectif voisin de celui des années précédentes : environ 3 000 couples d'après les observations partielles effectuées au mois de juin). Ces jeunes oiseaux étaient-ils regroupés au sein des grandes troupes que nous n'avons pu détailler ou ont-ils quitté le Banc avant l'hiver ?

Deux individus de première année porteurs d'une bague de plastique blanche attestent l'origine méditerranéenne d'une partie des oiseaux passant l'hiver sur le Banc : un oiseau bagué en France en 1978 (Camargue) est noté du 14 septembre 1978 au 22 février 1979 (au moins : arrêt des observations) à la baie du Repos, à Nouadhibou, parmi une bande de 22 oiseaux arrivés en même temps que lui, tandis qu'un autre individu est observé le 26 janvier sur la côte occidentale de Kiji (oiseau bagué également en Camargue en 1978, mais bague non lue).

Bernache cravant, *Branta bernicla.*

Première observation de l'espèce à une latitude aussi méridionale : un oiseau à la baie de l'Etoile le 27.12.78

Canard pilet, *Anas acuta.*

Un cadavre assez ancien sur la plage située au nord de la Güera le 16.12.78 ; deux individus à la baie de l'Etoile le lendemain.

Fuligule milouin, *Aythya ferina.*

Cadavre d'un oiseau au cap Blanc le 16.1.79 (récent).

Macreuse noire, *Melanitta nigra.*

Trois puis douze autres oiseaux en face de Tanoudert le 5.1.79 , quarante oiseaux au large du cap El Saas le 15.1.79.

Poule d'eau, *Gallinula chloropus.*

Un cadavre à l'île de l'Ardent le 22.12.78, deux autres à l'île Marguerite le 23.12.78, un autre à Teichot le 24.1.79.

Foulque macroule, *Fulica atra.*

Un cadavre à l'île d'Arguin le 24.12.78.

Grand Labbe, *Stercorarius skua.*

L'effectif maximum rencontré lors des différentes traversées de la baie du Lévrier est de 25 individus.

Labbe parasite, *Stercorarius parasiticus.*

Espece notée au cap Blanc en petit nombre, plus fréquente dans la baie du Lévrier où quelques dizaines d'individus peuvent être observées au total à l'occasion d'une traversée.

Labbe pomarin, *Stercorarius pomarinus.*

Espèce identifiée à plusieurs reprises dans la baie du Lévrier, où quelques dizaines d'oiseaux doivent se tenir.

Goéland railleur, *Larus genei.*

Les 1 500 individus recensés sont repartis de façon assez homogène sur l'ensemble du Banc. Cet effectif indique qu'une partie importante des oiseaux nicheurs (1 750 couples) quitte la région durant l'hiver.

Mouette à tête grise, *Larus cirrocephalus.*

Une dizaine d'adultes sont notés au village de Ten Alloul. Cet oiseau a pu passer inaperçu en d'autres localités, mais son effectif nicheur est de toute façon très faible sur le Banc (*ca.* 30 couples).

Mouette rieuse, *Larus ridibundus.*

Les 275 individus observés proviennent pour l'essentiel de la presqu'île du cap Blanc (200 ind.). Cet effectif est curieusement faible.

Goéland argenté, *Larus argentatus.*

1 ind. (mort) à la baie de l'Etoile le 11.12.78. La race des côtes nord occidentales de l'Afrique a pu passer inaperçue parmi les Goélands bruns.

Goéland brun, *Larus fuscus.*

19 000 individus ont été dénombres au total, mais ce chiffre est certainement sous-estimé car seuls deux dortoirs ont pu être recensés : un de 1 500 à 2 000 à la pointe Rey (près de Nouadhibou) et un de 3 500 à l'îlot des Flamants (baie d'Arguin). Comme pour la Sterne caugek, nous préciserons à l'appui de cette hypothèse que 200 goélands étaient seuls visibles dans la journée dans la petite baie située au nord-ouest d'Iouik, tandis que le soir un millier d'oiseaux s'y rassemblait.

Il a été constaté que le dortoir de l'îlot des Flamants drainait des oiseaux qui pêchaient dans la journée au large de la côte située entre

le cap Ste Anne et le cap l'Arguin. A la différence de ce que l'on constate dans la partie méridionale du Banc, où des centaines de goélands stationnent sur les vasières, la baie d'Arguin ne retient que très peu d'oiseaux dans la journée (quelques dizaines).

Goéland cendré, *Larus canus.*

Un individu trouvé mort (adulte) à la baie de l'Etoile le 19.1.79.

Mouette tridactyle, *Rissa tridactyla.*

3 individus immatures sont notés dans la baie du Lévrier (4.1) et deux autres dans la baie d'Arguin (22.12).

Sterne hansel, *Gelochelidon nilotica.*

Comme la pierregarin, cette sterne est très rare sur le Banc en hiver. Les 71 individus recensés indiquent qu'une émigration générale des nicheurs locaux (1 600 couples) intervient en automne.

Sterne caspienne, *Hydroprogne caspia.*

La présence de 70 couples nicheurs à l'île Marguerite, le 23.12.78, et celle de 10 ou 20 autres à l'îlot des Pélicans à la même époque montrent pour la première fois que cette sterne se reproduit partiellement en hiver sur le Banc d'Arguin. L'installation des couples nicheurs de l'île Marguerite avait d'ailleurs été constatée le 1.11.78 (20 nids avec œufs et 17 nids encore vides). Au cap Ste Anne, des caspiennes immatures étaient encore nourries par les adultes. Il apparaît donc que cette sterne se reproduit toute l'année sur le Banc d'Arguin, mais que la majorité des reproducteurs (1 600 couples) pond de préférence au printemps.

Les 1 330 individus non nicheurs observés sont dispersés par petits groupes tout au long de la côte. Cet effectif restreint indique que plus les deux-tiers des oiseaux nicheurs de printemps quittent le Banc en hiver. La presence éventuelle d'individus scandinaves n'a pu être prouvée.

Sterne royale, *Sterna maxima.*

A la différence de la caspienne, la Sterne royale présente une répartition hétérogène sur le Banc en hiver : 900 oiseaux sur un total de 2 160 se regroupent en effet sur la côte occidentale de Kiji. L'effectif trouvé indique d'autre part qu'un minimum de 14 000 oiseaux quittent la région en hiver (5 300 couples nicheurs).

Sterne caugek, *Sterna sandvicensis.*

Cette sterne est de loin la plus nombreuse dans la région en hiver. Elle se cantonne toutefois pour l'essentiel autour de la presqu'île du cap Blanc, soit dans un secteur nettement océanique, caractéristique de cette espèce beaucoup moins « lagunaire » que les espèces voisines. Sur les 30 000 individus dénombrés au total, 20 000 étaient regroupés dans la région du cap Blanc, où ils pêchent par grandes bandes durant la journée et, dans une moindre mesure, sur la face est de la presqu'île du même nom (effectifs des dortoirs).

Une seconde grosse concentration (dortoir également) fut notee sur

l'îlot des Flamants, où se rassemblaient 6 000 individus le 22.12.78. Ce dortoir draine vraisemblablement les oiseaux qui pêchent au large de la baie d'Arguin.

Les quelques milliers d'oiseaux notés dans la partie méridionale du Banc sont, quant à eux, sous-estimés, les décomptes n'ayant eu lieu que dans la journée, exception faite d'une petite baie située au nord-ouest d'Iouik. A titre d'exemple, cette dernière localité abritait 800 à 1 000 Caugeks à la tombée de la nuit, alors que l'effectif diurne se limitait à 200 oiseaux. Plusieurs milliers de Caugeks nous ont donc échappé lors des recensements effectués à Kiji (400 ind. de jour) et sur la côte nord de Tidra (500 ind. de jour).

Il nous faut enfin tenir compte de l'absence de recensement au cap Timiris, où Dick (1975) signalait un dortoir de mille oiseaux à l'automne 1973.

En conclusion, le Banc d'Arguin accueille en hiver un effectif de Sternes caugeks qui doit se situer entre 35 000 et 40 000 individus si nous tenons compte des secteurs que nous n'avons pas recensés de façon convenable. L'importance des côtes mauritaniennes pour cette espèce est donc évidente : si la population européenne de cet oiseau se situe aux alentours de 25 000 couples (Campredon 1978), il apparaît que le Banc d'Arguin et ses environs constituent un site d'hivernage pour environ 30 % (37 à 38 000 couples nicheurs : Heuls *in litt.* 1979) de cet effectif. Les reprises de bagues indiquent par ailleurs que les côtes mauritaniennes drainent également des Sternes caugeks originaires de Mer Noire (Crimée).

Sterne pierregarin, *Sterna hirundo.*

Les 200 couples nicheurs sur les lieux au printemps ne laissent que quelques rares individus en hiver. Un millier de migrateurs se rassemble par contre à l'extrémité de la presqu'île du cap Blanc.

Sterne naine, *Sterna albifrons.*

Les 260 individus dénombrés semblent prouver que plusieurs dizaines d'oiseaux d'origine nord-africaine ou européenne hivernent sur le Banc. Seuls 25 à 50 couples nichent en effet au printemps dans la région.

Exception faite de la région nord de Tidra, où sont notés 200 oiseaux à marée haute (îlot du Cocorli), l'espèce est très peu abondante et dispersée par unités ou petits groupes.

Limicoles.

Les résultats quantitatifs obtenus par espèce et par secteur sont présentés dans le tableau II. Nous donnons ci-dessous quelques renseignements complémentaires pour chaque espèce, en nous référant, en ce qui concerne les problèmes de distribution internationale, à la synthèse de Prater, effectuée à l'occasion de la conférence du B.I.R.S. à Heiligenhafen (1974), ou au travail de Knight et Dick (1975).

Les chiffres présentés dans le tableau II ont été obtenus de différentes façons :

TABLEAU I. — Répartition par secteur des Cormorans, du Pelican, des Grands Echassiers et des Laridés (pour les estimations générales, voir le texte)

	Presqu'île Cap Blanc	Cap Ste-Anne à Cap d'Arguin	Baie d'Arguin	[illegible] Saas à Teggarat	Région de Chickchitt	Région d'Iouik	Niroumi	Tidra nord	Tidra ouest	Naïr
Phalacrocorax carbo	50	85	70	33	650	100				
Phalacrocorax africanus					150	2.900				
Pelecanus onocrotalus	6		30	1	40	75		60	250	18
Ardea cinerea	100	12	39	2	111	100	30	230	200	11
Egretta garzetta	45	5	52		31	2			100	125
Egretta gularis	2		12		17	156				35
Phoenicopterus ruber	80	14	130	5	200	25		400	7.500	20
Platalea leucorodia	70	15	50	7	168	180	100	30	900	500
Hydroprogne caspia	100	80	300		215	360		150		
Sterna maxima	20		220		355	160		150		
Sterna albifrons		10	5	1	5	5		200	5	
Sterna hirundo	± 1.000	50	100							
Gelochelidon nilotica	10				2			55		4
Sterna sandvicensis	20.000	+ 1.000	6.000	120	150	700		500		
Larus genei	150		10		25	362		50		200
Larus fuscus	5.000	3.000	3.500	20	30	1.700	350		1.500	60
Larus ridibundus	200		10			5				

	Arel	Cheddid Touffat	Kiji	Tidra sud-ouest	Chenal sud Teichot	Cap Tessit	Tidra nord-est	Total	Total arrondi
Phalacrocorax carbo	4.200		650		500		120	6.458	6.500/7.000
Phalacrocorax africanus					(550)		30	3.630	3.700+
Pelecanus onocrotalus	300	60	10		145		15	1.010+	1.000+
Ardea cinerea	470	276	350	130	473	65	125	2.724	2.750
Egretta garzetta	1.100		20	10	72	3		1.565	1.600
Egretta gularis	300	24	150	5	101	1	2	805	810
Phoenicopterus ruber	6.400	3.200	32.000	1.200	690	10	25	51.899	52.000+
Platalea leucorodia	2.500	550	300	15	900	250	253	6.788	6.800
Hydroprogne caspia	150	50			100	10	30	1.545	1.600
Sterna maxima	150	50	900	10	100	10	30	2.155	2.200
Sterna albifrons		10		10	10			261	260
Sterna hirundo								1.150	± 1.200
Gelochelidon nilotica								71	70
Sterna sandvicensis			400	50	140			29.060	29.100+
Larus genei		20	300	60	100	100	120	1.497	1.500
Larus fuscus	300	1.000	510	210	1.135	140	470	18.925	19.000/20.000
Larus ridibundus	30				10			225	260

1) soit en dénombrant chaque espèce de façon précise sur les reposoirs de marée haute (majorité des cas) ;

2) soit en estimant l'effectif global des reposoirs et en appliquant ensuite à chaque espece le pourcentage obtenu par des échantillonnages qualitatifs réalisés aux environs à marée basse (minorité des cas) ;

3) soit en estimant l'effectif global des reposoirs et en appliquant ensuite à chaque espèce un pourcentage similaire à celui obtenu dans un secteur *voisin*, comparable au premier par sa composition spécifique (d'après des observations de marée haute et de marée descendante) (minorité des cas).

La dernière méthode, particulièrement, nous paraît de beaucoup préférable a une autre qui consisterait à traiter *globalement* les effectifs non déterminés du point de vue qualitatif, les observations nous ayant montré que la distribution de la plupart des espèces est hétérogène sur le Banc. Il nous a paru préférable d'apprécier la proportion de chaque espèce *site par site* pour les cas où les décomptes étaient insuffisamment précis.

Les deux dernières méthodes sont les seules possibles dans certains cas :

a) îles où il est impossible de débarquer sans provoquer un envol immédiat des oiseaux (Arel, Gibene, îlot du Cocorli, îlot des Flamants, îlot des Pélicans) ;

b) secteurs où la densité des reposoirs sur une portion côtière est telle que des dérangements occasionnent des allées et venues entre sites voisins qui condamnent toute tentative de décompte précis (baie située au nord de l'île Tidra) ;

c) reposoirs éloignés des postes d'observation, inaccessibles avec les moyens disponibles (Aragver) ou cachés dans la végétation (Spartines à Nair).

Huîtrier pie, *Haematopus ostralegus*.

Etant très visible, ce limicole est certainement celui qui a été le mieux recensé. La région d'Iouik et le nord de l'île Tidra accueillent l'essentiel des effectifs (4 850 individus sur un total de 6 600).

Comparés à ceux de KNIGTH et DICK (1975), nos chiffres indiquent une arrivée d'oiseaux à la fin novembre ou en décembre, les effectifs de décembre/janvier étant supérieurs à ceux d'octobre et novembre dans les mêmes localités (baie d'Aouâtîl) et, vraisemblablement d'une façon générale, sur l'ensemble du secteur où stationne cette espèce, visité de façon semblable en automne 73 et hiver 78/79 (exception faite du fond de la baie nord de Tidra).

Avocette, *Recurvirostra avosetta*.

Un cadavre au cap Ste Anne le 20.12.78.

Grand Gravelot, *Charadrius hiaticula*.

Cette espèce a été notée en assez grand nombre sur la presqu'île du cap Blanc, dans la région d'Iouik, à Nair Chedilid, Touffat et Kiji notamment. Elle paraissait moins fréquente parmi les reposoirs de petits limicoles dans les autres localités, bien qu'elle se rassemblât à l'occasion en groupes spécifiques, notamment sur les sebkhas. L'appréciation exacte de ses effectifs sur le Banc est, pour cette raison, difficile à effectuer. Le pourcentage des Grands Gravelots au sein des autres limicoles nous

apparaît cependant supérieur à celui donné par KNIGHT et DICK pour la région. Le Banc d'Arguin semble donc constituer un site d'hivernage de première importance pour l'espèce.

PRATER (1974) indique que les Grands Gravelots hivernant sur le Banc d'Arguin sont originaires du nord de la Scandinavie, du Groënland, d'Islande et du nord-ouest de l'U.R.S.S.

Gravelot à collier interrompu, *Charadrius alexandrinus*.

Ce gravelot fut surtout noté au fond de la baie d'Aouâtîl, près d'Iouik et, secondairement, çà et là au milieu des Grands Gravelots sur des reposoirs de la presqu'île du cap Blanc, de Cheddid ou Touffat. Les chiffres que nous donnons pour ces sites ont été calculés d'après des échantillonnages effectués au sein des groupes de gravelots ou des petits limicoles en général. L'espèce était sans doute présente également en d'autres localités où nous ne l'avons pas repérée. Il est donc vraisemblable que notre total est sous-estimé. L'oiseau est de toute façon peu représenté sur le Banc en hiver.

Le Gravelot à collier interrompu ne niche qu'en très petit nombre sur le Banc ; cette portion des côtes mauritaniennes accueille donc en hiver plusieurs milliers d'oiseaux originaires du Bassin méditerranéen ou des côtes d'Europe.

Pluvier doré, *Pluvialis apricaria*.

3 individus le 17.12.78 à la baie de l'Etoile.

Pluvier argenté, *Pluvialis squatarola*.

Ainsi que l'indiquent KNIGHT et DICK, cette espèce est disséminée en petit nombre parmi les autres limicoles et passe de ce fait facilement inaperçue. Des groupes de quelques centaines d'individus ont été notés dans la région de Chickchitt, dans la baie d'Aouâtîl, à Cheddid, sur la côte sud-ouest de Tidra. Les effectifs dans les autres secteurs ont été calculés d'après les échantillonnages réalisés. Il est possible que cet oiseau ait été sous-estimé, au profit d'une espèce telle que *Calidris canutus* particulièrement.

L'effectif hivernal du Banc d'Arguin (13 600 oiseaux) démontre, comme pour le Grand Gravelot, l'importance de cette région pour l'hivernage de l'espèce : PRATER (1974) donne en effet 29 200 oiseaux pour l'Europe occidentale et 10 000 pour le Maroc en hiver.

Les pluviers du Banc d'Arguin seraient originaires, d'après ce dernier auteur, du nord-ouest de l'U.R.S.S.

Tournepierre à collier, *Arenaria interpres*.

L'espèce a été essentiellement notée sur la presqu'île du cap Blanc, près d'Iouik, à Arel (où nous l'avons certainement sous-estimée), à Kiji. Nous l'avions trouvée également abondante, en décembre 1971, autour des villages de Rgueiba-Thila et Memghar, où nous n'avons pu la compter au cours de l'hiver 1978/79. Notre chiffre de 5 200 ne doit être considéré que comme un minimum et l'estimation de KNIGHT et DICK, portant sur 10.000 oiseaux (*in* PRATER), nous paraît plausible.

Vanneau huppé, *Vanellus vanellus.*

1 individu à Nouadhibou (baie du Repos) du 11.12.78 au 18.1.79, 1 individu mort a la baie de l'Etoile le 11.12 ; 6 individus à Cansado le 16.12 (observés durant plusieurs jours).

Bécasseau cocorli, *Calidris ferruginea.*

L'espèce a été notée en assez grand nombre dans la région d'Iouik (24 % des petits limicoles), à Arel (28 % des petits limicoles échantillonnés à marée descendante), sur les îlots situés à proximité de la côte nord de Tidra (10 % des petits limicoles), ainsi qu'à Cheddid et Touffat, Kiji et Ajouir. Dans les autres localités, où elle n'a pas été recherchée spécialement, elle a néanmoins été observée à l'occasion. Nous avons pour cette raison attribué un pourcentage donné au Bécasseau cocorli dans les reposoirs de Bécasseaux variables ou l'espèce n'avait pas été particulièrement recherchée. Ce pourcentage n'a pu être toujours basé sur des échantillonnages précis (effectués notamment sur les lieux d'alimentation), aussi est-il possible que l'effectif total que nous donnons soit surestimé. Ce limicole est sans aucun doute celui pour lequel il est le plus difficile de préciser l'abondance exacte.

Aucun Bécasseau cocorli n'hiverne en Europe (Prater 1974) et l'espèce n'est que faiblement représentée au Maroc. Le Banc d'Arguin constitue donc un site d'hivernage important pour l'oiseau sur l'Atlantique oriental.

Bécasseau variable, *Calidris alpina.*

C'est le limicole le plus abondant sur le Banc d'Arguin où il forme l'essentiel des hivernants sur la quasi-totalité des reposoirs. Les plus gros rassemblements ont été trouvés à Arel, dans la zone située au sud de Foum-al Trik, à Kiji, dans la région de Chickchitt, d'Iouik, sur la côte occidentale de Tidra, où il constituait de 45 à 74 % des petits limicoles.

Avec ses 680 000 individus, le Banc d'Arguin représente la première localité d'hivernage pour cette espèce sur l'Atlantique oriental. Précisons à titre de comparaison, que la localité venant en seconde position est le Bassin d'Arcachon (France) avec « seulement » 100 000 individus. Il faut en réalité pousser la comparaison avec des pays pour trouver des effectifs proches de ceux du Banc d'Arguin : ainsi, la Grande-Bretagne, qui retient en hiver 550 000 oiseaux.

Prater (1974) indique que c'est la race *schinzii* qui hiverne sur le Banc d'Arguin, ainsi, secondairement, que la race *arctica.*

Bécasseau minute, *Calidris minuta.*

Espèce difficile à repérer, le Bécasseau minute a été noté essentiellement à Arel et Niroumi, et secondairement dans la région d'Iouik. Il semble peu abondant sur le Banc en hiver, ce qui confirmerait la destination méridionale des migrateurs notés dans la région en été et automne.

Bécasseau maubèche, *Calidris canutus.*

Troisième limicole par l'abondance sur le Banc d'Arguin en hiver, le Maubèche est reparti sur l'ensemble de la région, avec des densités supérieures cependant dans la région de Chickchitt, dans la baie d'Arguin, au sud de Foum al-Trik, sur la côte sud-ouest de Tidra. Il a peut-être été sous-estimé à Arel.

L'importance hivernale du Banc d'Arguin pour cette espèce est évidente : avec 323 000 oiseaux, cette localité accueille plus d'un tiers de l'effectif d'Europe et d'Afrique occidentales, (dont 350 000 en Grande-Bretagne). Pour Dick (cite par Prater 1974), les Maubèches hivernant en Mauritanie sont originaires du nord-est de l'U.R.S.S.

Becasseau sanderling, *Calidris alba.*

L'espece a été surtout notée sur la presqu'île du cap Blanc (plages au nord de la Guera, pointe Rey), à Arel, et secondairement à Kiji, dans la région d'Iouik et sur les îlots au nord de Tidra. Nous n'avons pas remarqué de concentration particulière au village de Teichot (où l'espèce était bien représentée en décembre 71, ainsi qu'aux villages de Rgueiba-Thila et Memghar, non visités en 78/79). Knight et Dick avaient dénombré 13 000 oiseaux en octobre 73 alors que nous n'en notons que 5 800 (6 000) dont 2 000 dans un secteur non visité en 73 : un départ des oiseaux présents en automne semble donc intervenir. Cet oiseau se dispersant toutefois de façon caractéristique sur les plages de sable, il est vraisemblable que notre chiffre pour l'ensemble de la region est sous-estimé.

Selon Prater, les Sanderlings hivernant en Mauritanie seraient originaires du Groënland.

Phalarope à bec large, *Phalaropus fulicarius.*

Un individu au cap d'Arguin le 21.12.78.

Chevalier gambette, *Tringa totanus.*

Le Gambette se repère facilement sur les reposoirs où il forme des groupes spécifiques prompts a s'envoler et aisément reconnaissables en vol.

L'oiseau a surtout été noté dans la region de Chickchitt, le long de la côte occidentale de Tidra, à Arel, Cheddid, Touffat (un groupe de 700 ind.) et Kiji. Notre estimation de 31 000 oiseaux, reste inférieure à celle de Knight et Dick (100 000 individus en octobre 1973).

Selon Prater (1974), les Gambettes hivernant sur le Banc seraient originaires de Scandinavie.

Chevalier aboyeur, Tringa nebularia.

Ce limicole, très peu abondant (les groupes de 15/20 individus constituent un maximum), se repère assez bien parmi les autres espèces. Il fut surtout noté sur la côte occidentale de Tidra mais était représenté dans l'ensemble des localités. Notre décompte est peut-être sous-estimé (secteurs où il n'a pas été observé).

Chevalier stagnatile, *Tringa stagnatilis.*

Ce limicole a été noté individuellement au nord de Nair et à Kiji

Chevalier combattant, *Philomachus pugnax.*

Deux individus à Cansado le 16.12.78.

Courlis cendré, *Numenius arquata.*

Le Courlis cendré a essentiellement été noté dans la région d'Iouik (500), sur la côte occidentale de Tidra (500 environ), à Cheddid (200) et sur la côte sud-occidentale de Tidra (310). Ailleurs, il apparaît surtout isolément ou par très petits groupes. L'espèce était plus abondante en décembre 71, ce qui peut être dû, selon Knight et Dick, à des fluctuations annuelles.

Le Courlis cendré est, au Banc d'Arguin, à la limite sud de son aire de répartition hivernale.

Courlis corlieu, *Numenius phaeopus.*

Le Corlieu a été trouvé sur l'ensemble du Banc. Les reposoirs peuvent passer inaperçus parmi ceux des Barges rousses, mais ils sont en général bien individualisés. Un gros groupe de 700 est noté à la pointe nord de Kiji, mais les rassemblements sont habituellement de l'ordre de quelques dizaines seulement.

L'espèce a été trouvée aussi abondante qu'en décembre 71 et en bien plus grand nombre qu'en octobre 73 (Knight et Dick).

Aucun Corlieu n'hiverne en Europe ou au Maroc (Prater 1974), aussi le Banc d'Arguin constitue-t-il un site d'hivernage de première importance pour l'espèce sur l'Atlantique oriental (20 000 oiseaux).

Barge à queue noire, *Limosa limosa.*

Dix individus à la baie de l'Etoile le 19.1.79 ; cinquante oiseaux en vol devant le cap El Saas le 15.1.79.

Barge rousse, *Limosa lapponica.*

Seconde des espèces hivernantes par son importance numérique, la Barge rousse s'observe dans toute la région. Des concentrations spectaculaires ont été cependant notées à Niroumi (100 000 individus), Arel (70 000 individus), au fond de la baie située sur la côte nord de Tidra (55 000 individus), sur la côte occidentale de cette même île et à Aragver (50 000 individus). L'oiseau était peu abondant dans la région de Chickchitt, dans la baie d'Arguin, et nous ne l'avons pas vue à Ajouir. Formant des reposoirs bien individualisés, cette espèce se recense bien et nos chiffres nous paraissent plausibles.

Prater (1974) précise que 94 000 oiseaux hivernent au total en Europe et au Maroc. Avec ses 538 000 hivernants, le Banc d'Arguin constitue donc le seul grand site d'hivernage de l'espèce sur l'Atlantique oriental. Son importance pour la conservation de l'espèce paraît évidente.

Les barges hivernant en Mauritanie sont vraisemblablement originaires de la péninsule du Taimyr (Sibérie) d'après Prater.

TABLEAU II. – Répartition par secteur des limicoles, les effectifs de Chickchitt nord et Saint-Jean/Timiris n'ont pas été vus et sont estimés d'après les données de 1971 et 1973 ou 1978.

	Presqu'île Cap Blanc	Cap Ste.Anne Tanoudert	Baie d'Arguin	Région de Chickchitt	Région d'Iouik	Nairoual	Tidra nord	Tidra ouest	Niji	Arel
Haematopus ostralegus	200	18	350	500	2.850		2.000	50		40
Charadrius hiaticula	1500	385	5.700	8.500	9.000	820	6.150	9 800	2. 00	13.700
Charadrius alexandrinus	90	70			1.700					500
Pluvialis squatarola	300	70	620	900	2.000	120	350	1.150	160	1.050
Arenaria interpres	1.000	105			650	230	400			1.000
Calidris ferruginea	qqs		3.000	0 400	1 000	950	6.500	1 200	2.300	15.000
Calidris alpina	3.200	2 400	35.200	52 800	30.700	6.300	42 000	81.000	16.500	108 000
Calidris minuta		17			100	400				500
Calidris canutus	800	280	27.300	40.000	1.000	900	26.000	32.300	4.400	28 200
Calidris alba	2.000	140			200	300	400			1.000
Tringa totanus	70	35	900	1.300	1.400		800	7.700	1.600	10.250
Tringa nebularia	20	10	50	72	25		60	400	160	
Numenius arquata	100		+	+	500	+		500	100	
Numenius phaeopus	250	105	1.800	1.300	600	800	+ 150	2.000	4 0	3.350
Limosa lapponica	500	175	4.400	6.500	53.000	100.000	70.000	81.300	10.800	70.000
TOTAL	10.040	3.510	89.320	131.272	136.225	110 820	154.810	227.400	38.530	252 590
Total arrondi	10.000	3.500	90.000	132 000	137.000	111 000	55.000	228.000	39.000	253.300

	Cheddid Touffat	Kiji	Tidra sud-ouest	Chenal sud Teichot	Cap Tessit	Tidra nord-est	Chickchitt nord	Saint-Jean Timiris	Total	Total arrondi
Haematopus ostralegus		10			10	600	120		6.748	6 90.
Charadrius hiaticula	22.400	12.600	11.200	16.000	900	11.600	2.000	1.650	136.205	6 500
Charadrius alexandrinus	3 700			50				350	6.4 0	6.500
Pluvialis squatarola	1.350	400	620	4.550			200	300	14.140	14 200
Arenaria interpres		1.350		80	40	500		600	5.955	6 000
Calidris ferruginea	10.000	7.550	7.200	15.700	900	11.600	4.400		128.700	27.000
Calidris alpina	54.000	50.000	54 000	85 500	4.500	58.000	2.000	9.000	704.300	705.000
Calidris minuta									.017	.000
Calidris canutus	22.300	18.250	32.100	43.700	1.125	14.500	9.000	1.200	333.355	334 000
Calidris alba		1.300		100	40	500		600	6.580	6 500
Tringa totanus	1.350	1.820	1.300	1.530	600		300	150	31.105	31. 00
Tringa nebularia						25	17		839	850
Numenius arquata	200	+	310	+		+ 100			1.810	800–2000
Numenius phaeopus	670	1.220	160	4 800	300	.000	300	450	9 565	19.600
Limosa lapponica	21.500	13.800	22.700	16.600	7.500	57.000	1.450	750	537 975	538.000
TOTAL	137.670	108.300	129 590	188.6 0	5.9 5	155.325	29.787	15 700	1.934.704	1 936.950
Total arrondi	138.000	09.000	130 000	189.000	16.000	156.000	30.000	15.000	1.950.000	2 000.000

III. — CONCLUSION GENERALE

Le recensement des oiseaux aquatiques organisé par le Parc National du Banc d'Arguin durant l'hiver 1978/79 a montré que :

1) La plupart des espèces nidificatrices dans la région ne laissaient qu'une faible part de leur population sur les lieux durant l'hiver : Cormoran africain, Héron cendré, Aigrette dimorphe, Sterne caspienne, Sterne royale, Sterne pierregarin (?), Goéland railleur et surtout Sterne hansel.

2) A l'opposé, la Spatule blanche reste, sinon dans sa totalité, du moins pour l'essentiel de sa population, sur le Banc en hiver. Le cas semble être le même pour le Grand Cormoran.

3) La Sterne caspienne peut nicher en plein hiver sur le Banc d'Arguin. La reproduction de cette espèce, connue déjà pour son étalement dans le temps, peut donc avoir lieu toute l'année dans la région.

4) La nidification du Pélican blanc a été importante en 1978 (environ 1 500 couples). Une partie des adultes reproducteurs et les oiseaux arrivés dans la région en automne repartent, alors que la plupart des poussins ne se sont pas encore dispersés autour de la colonie.

5) Le Banc d'Arguin constitue un site d'hivernage fondamental pour la Sterne caugek et le Flamant rose, important pour le Héron cendré, l'Aigrette garzette et le Goéland brun.

6) Les données disponibles à ce jour sur l'hivernage des limicoles au Banc d'Arguin doivent être en grande partie reconsidérées. Le recensement organisé au cours de l'hiver 1978/79 par le Parc National du Banc d'Arguin démontre en effet que :

a) L'effectif total des limicoles hivernants est en réalité nettement supérieur aux estimations les plus optimistes effectuées à ce jour. 1 935 000 oiseaux ont été comptés et il nous paraît vraisemblable que ce chiffre doit être majoré, compte tenu de la difficulté qui s'attache au dénombrement précis de certains reposoirs extrêmement importants : Arel, Aragver, Niroumi, Kiji nord notamment. L'extrême dispersion d'autres reposoirs sur la côte (région de Chickchitt) ou l'île Tidra constituent une autre source de sous-estimation.

L'importance hivernale du Banc d'Arguin pour les limicoles marins est donc tout à fait exceptionnelle, et de sa conservation dépend l'avenir de nombreuses espèces. A titre de comparaison, précisons que l'Europe occidentale dans sa totalité accueille en hiver près de 3 millions d'individus, répartis sur plusieurs centaines de localités. En tenant compte des hivernants marocains (PRATER 1974), il apparaît donc que le Banc d'Arguin retient en hiver 40 % de la totalité des limicoles marins répartis entre la Scandinavie et le Sénégal (5 millions environ).

b) L'abondance relative de certaines espèces de limicoles dénombrés au Banc d'Arguin est différente de celle retenue par PRATER pour cette région. Il ressort ainsi de nos données que la proportion des Grands Gravelots, des Courlis corlieux et des Bécasseaux cocorlis avait été sous-estimée, que celle des Chevaliers gambettes à l'opposé semble avoir été surestimée.

c) D'un point de vue strictement régional, les reposoirs de limicoles sont loin d'être toujours ponctuels sur le Banc d'Arguin. Ils affectent en effet une forme linéaire en bien des localités : baie d'Arguin, région de Chickchitt, Tidra, Niroumi. Des déplacements entre localités voisines, occasionnés vraisemblablement par le niveau d'eau semblent également avoir lieu et modifient donc, d'un jour à l'autre la répartition des reposoirs (région sud de Kiji par exemple). Les sous-estimations d'effectifs résultant des deux décomptes hivernaux précédents tiennent manifestement à l'absence de recensements corrects dans de telles localités, qui ne

peuvent être prospectées de façon efficace que par voie de terre. Pour ces différentes raisons, nous estimons que l'effectif reel des limicoles hivernants doit être supérieur à 2 millions d'individus et se situer plutôt autour de 2 200 000 à 2 400 000 oiseaux.

SUMMARY

The most significant results of the count done at the Banc d'Arguin in Mauritania during the winter 1978-1979 are the following :

1) The nesting population of African Cormorant, Grey Heron, Reef Heron, Caspian Tern, Royal Tern, Common-Tern, Gull billed Tern and Slender-billed Gull seem essentially migratory.

On the other hand, the nesting population of the Spoonbill and the Cormorant appear to be much more sedentary.

2) 1500 Pelicans reproduced successfully.

3) The Banc d'Arguin is shown to be a preponderant zone for wintering Sandwich Tern and Greater Flamingo, and an important one for Grey Heron, Little Egret and Lesser black-backed Gull.

4) For the first time, winter breeding of Caspian Tern occured in the national Park.

5) The wintering population of waders is estimated at more than two million birds. (Dunlin : 705 000, Bar-tailed Godwit : 538 000, Knot : 334 000, Ringed Plover : 136 000 and Curlew Sandpiper : 129 000).

REFERENCES

Campredon, P. (1978). — La reproduction de la Sterne caugek *Thalasseus sandvicensis* sur le Banc d'Arguin (Gironde). Aperçu de sa distribution hivernale *L'Oiseau et R.F.O.*, 48 : 123-150 et 263-279.

Knight, P.J., et Dick, W.J.A. (1975). — Recensement de Limicoles au Banc d'Arguin (Mauritanie). *Alauda*, 43 : 363-385.

Petetin, M., et Trotignon, J. (1972). — Prospection hivernale au Banc d'Arguin (Mauritanie). *Alauda*, 40 : 195-213.

Prater, A.J. (1974). — The distribution of coastal waders in Europe and North Africa. *Proc. 5th Int. Conf. Conservation of Wetlands and Waterfowl.* Heiligenhafen.

J. Trotignon,
85, avenue de Paris, 78000 Versailles.

Nidification d'*Ardea cinerea* au Sénégal

NOTES ET FAITS DIVERS

Sur la reproduction d'*Ardea cinerea* et d'*Himantopus himantopus* au Sénégal

Dans un précédent article (Reproduction de Laridés et d'Ardéidés dans le Siné Saloum (Sénégal), *L'Oiseau et R.F.O.*, 1979, 49 : 105-112), nous mentionnions la présence d'un couple nicheur d'*Ardea cinerea* et d'un couple d'*Himantopus himantopus*. La présente note apporte quelques précisions sur la reproduction de ces deux espèces dans le delta du Sine-Saloum.

Nous confirmons qu'*Ardea cinerea* niche sur un arbre et non au sol. La végétation étant extrêmement rase sur l'île Terrema, le nid fut construit sur un arbuste, à 1,70 m du sol (Pl. III).

Le nid et les adultes furent repérés le 5.7.77 ; trois œufs furent observés le 20.7.77, qui donnèrent 2 jeunes (observés en duvet le 3.8). En dépit des visites fréquentes des braconniers sur cette petite île de 2 500 m², les deux poussins se développèrent normalement.

En ce qui concerne *Himantopus himantopus*, nous avons observé trois couples ayant des velléités de reproduction ; deux couples construisirent un nid (partie sud de l'île aux Oiseaux) mais nous ne sommes certains que d'une seule ponte de deux œufs, le deuxième nid ayant été recouvert par les eaux (grandes marées). Le troisième couple ne sembla pas vouloir construire, malgré des parades incessantes.

Le premier nid fut découvert le 5.7.77 ; le 19.7 il renfermait deux œufs et nous trouvions un deuxième nid à 150 m du premier, le 3.8 les œufs ont été visiblement braconnés alors que le deuxième nid était sous les eaux.

Cette zone devenue Parc National permettra sans doute d'apporter des éléments nouveaux sur ces deux espèces nicheuses ainsi que sur bien d'autres, présentes en grand nombre sur l'embouchure du Saloum et les îles environnantes mais n'étant pas encore reconnues comme nicheuses.

Philippe GOWTHORPE
2, rue de la Liberté,
78200 Mantes-la-Jolie.

Observations de Bernaches à cou roux *Branta ruficollis* Pall. en Champagne humide durant l'hiver 1978 79

Dans la journée du 24 fevrier 1979, L. Duhautois et H. Guillemot découvrent une Bernache à cou roux *Branta ruficollis* dans une bande mixte d'Oies rieuses *Anser albifrons* et d'Oies des moissons *Anser fabalis* stationnant sur le Réservoir Seine (Aube).

Le lendemain, prévenus par leurs soins, nous prospectons le Réservoir en compagnie de C. Howlett, B. et M. Laurent, et J.F. et M. Terrasse.

Vers 16 h 30 G.M.T., au lieu-dit « La Petite Italie », Ph. D. repère un adulte de Bernache à cou roux posé sur l'eau, au sein d'une bande mixte d'Oies rieuses et des moissons. L'oiseau nage au centre de cette bande d'environ 1 000 oiseaux, puis décolle avec eux à l'approche de promeneurs. Les oies se posent alors à 3 ou 400 mètres sur notre gauche et rejoignent peu à peu la terre ferme où les premières commencent à pâturer. C'est alors que B. L. note une deuxième Bernache à cou roux, à quelques dizaines de mètres de la première L'oiseau se dirige vers la langue de terre et pâture en compagnie de quelques oies grises alors que la première est encore sur l'eau. Les oiseaux, à cette distance, ne sont pas aisément repérables. Pas une fois au cours de cette observation ils ne seront vus ensemble. Au vol, nous notons un battement d'ailes plus rapide que celui des oies grises. A terre, les Bernaches à cou roux broutent avec plus de célérité que les oies grises présentes autour. Enfin, le dos noir de l'espèce contraste avec le gris des Oies rieuses et des moissons et même avec le gris-noir des quelques Bernaches nonnettes *Branta leucopsis* présentes, permettant un repérage un peu plus facile.

Les deux oiseaux ne sont pas revus les 3 et 4 mars, mais L.D. et J.F. Asmodé les notent à nouveau le 7 mars, se nourrissant avec des oies, dans les champs, à quelques kilomètres du lac.

Géroudet (1959) cite onze captures françaises jusqu'aux années 1960 L'espèce fut tuée avant 1849 sur le Rhin près de Strasbourg (1 ind.) et près de Caen (2 ind.). De plus, elle fut capturée 4 fois en Haute-Normandie au xixe siècle (Olivier 1938).

Plus récemment, une Bernache fut observée en vol le 24 janvier 1963 près d'Orléans (Loiret). Ce fut d'ailleurs pendant une vague de froid similaire à celle que nous avons connue en janvier et février 1979.

La dernière observation française remonte au printemps 1967, lorsqu'un oiseau est observé le 2 mai sur la plage de Goulven (Finistère) (Manac'h 1967). Cependant la date tardive et le comportement de l'oiseau laissent à penser que l'observateur fut en présence d'un échappé de captivité.

Cette espèce est observée de plus en plus fréquemment en Grande-Bretagne, en Suède et en Hollande, accompagnant les vols d'Oies rieuses, de Bernaches nonnettes ou cravants *B. bernicla* (Cramp 1977)

Les Bernaches à cou roux observées en Europe ont pris, pour cet auteur, une route plus au nord que celle qui les conduit vers la Mer Noire et la Mer Caspienne, probablement entraînées par des Oies rieuses nichant plus à l'est.

Enfin, au cours de cet hiver 1978/79, au moins 10 Bernaches à cou roux ont été observées aux Pays-Bas (VAN DEN BERG, BLANKERT et BRINKMAN 1979). Outre cette espèce, d'autres Anseridés inhabituels ont été notés en France, comme la Bernache du Canada *B. canadensis* ou l'Oie des neiges *A. caerulescens* (YESOU 1980).

Références.

CRAMP, S. (1977). — *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa.* Oxford.

GÉROUDET, P. (1959). — *Les Palmipèdes.* Neuchâtel.

MANAC'H, Dr (1967). — Observation d'une Bernache à cou roux en Bretagne. *Penn Ar Bed,* 49 : 72.

OLIVIER, G. (1938). — Les Oiseaux de Haute Normandie. *L'Oiseau et R.F.O.*, 8 : 173.

VAN DEN BERG, A.B., BLANKERT, H., et BRINKMAN J.J. (1979). — Zeldzame Ganzen in Nederland in de winter van 1978 79. *Dutch Birding,* 2 3 : 34-41.

YESOU, P. (1980). — L'Oie des neiges *Anser caerulescens* L. en France. *Alauda,* 48 : 21-26.

Ph. DUBOIS (G.O.P.)
Laboratoire de la Faune Sauvage, I.N.R.A., 78350 Jouy-en-Josas.

Ch. RIOLS (C.O.C.A.)
Ambrières, 51290 Saint-Rémy-en-Bouzemont.

Installation de nouvelles espèces à la Martinique

Nous confirmons la nidification de *Ploceus cucullatus* a la Martinique alors que sa présence n'était pas signalée dans la « Faune des Antilles » publiée en 1963.

Cette espèce typique de la zone afrotropicale, où elle est abondamment représentée, est connue depuis longtemps à Haïti sous le nom de Madame Sarah ou Fauvette couturière.

Quoique bien implantée de nos jours a la Martinique, elle n'a pas été encore signalée à la Guadeloupe ni même dans les autres îles des Petites Antilles.

Nous ne savons pas à quelle date *Ploceus c. cucullatus* fut introduit en Haïti, peut-être pendant la traite des esclaves au XVIIIe siècle. D'après MOREAU DE SAINT-MÉRY (*Description de la partie française de Saint Domingue,* vol. I, 1797, p. 300 ; vol. II, 1798, p. 420), on a importé en Haïti, dans la ville du Cap Français, des oiseaux venant du Sénégal et d'autres régions, pour garnir de grandes volières. En 1788, cet auteur

fait la même observation, c'est alors qu'il eut l'occasion « d'admirer plusieurs fois plus de deux cents oiseaux de différentes espèces venant tous de Sénegal. Ils etaient petits et vêtus de robes tres belles, et avec des couleurs plutôt agréablement nuancées que vives. Les modulations de leur gosier flexible avaient toujours pour mon oreille un charme nouveau ».

Une autre espèce, celle-ci d'origine asiatique, *Estrilda amandava* s'est installee vers 1965 dans les environs de Pointe-à-Pitre a la Guadeloupe puis, deux ans après, fit son apparition a la Martinique dans le fond de la baie de Fort de France, depuis le Lamentin jusqu'à la Rivière Salée et l'usine de Petit Bourg. Ceci amene à croire que ces oiseaux decrits par MOREAU DE SAINT MÉRY comme oiseaux de cage importés dès le XVIIIe siècle se sont échappés ou même ont été lâchés par leurs propriétaires. Profitant du climat et de l'abondance de nourriture, ils ont réussi a s'acclimater. Souhaitons que cette « réussite » ne se fasse pas au détriment d'espèces autochtones.

Robert PINCHON et E. BENITO-ESPINAL.
R. P. : Séminaire Collège, 97200 Fort-de-France (Martinique).

8e Colloque Francophone d'Ornithologie

Paris 1er et 2 mars 1980

L'initiative de réunir a Paris chaque annee un colloque d'ornithologie revient à notre regretté collègue Laurent YEATMAN. L. YEATMAN aimait les contacts humains, les échanges de vues, il prenait un très grand plaisir à participer a toutes les réunions qui animent le monde ornithologique. Aussi au cours de sa première présidence de la Société Ornithologique de France proposa-t-il de convoquer un colloque national d'ornithologie à l'instar des colloques francophones inter-régionaux qui se tenaient deja régulièrement depuis une dizaine d'annees a Dijon, Lyon et Lausanne. Il tint à associer à sa suggestion les deux autres associations d'ornithologie à vocation nationale, c'est-à-dire la Société d'Etudes Ornithologiques et le Groupe des Jeunes Ornithologistes. L'idee prit corps avec la collaboration de Pierre NICOLAU GUILLAUMET et le premier colloque national d'ornithologie eut lieu a la Faculté des Sciences, quai Saint Bernard, Paris-5e, les 6 et 7 fevrier 1971. Il recueillit une grande audience : 250 participants s'inscrivirent et le comité d'organisation ne put accepter toutes les communications proposées.

Le succès incitait à renouveler l'experience. A la question posée par les organisateurs du premier colloque aux participants, ceux-ci répondirent massivement en faveur d'une réunion annuelle. Intervinrent peu à peu quelques modifications de forme : le colloque troqua l'épithète de « national » contre celle de « francophone » et parmi les associations sous l'égide desquelles il était placé, le G.O.P. se substitua au G.J.O. avant

que finalement les associations invitantes ne soient très simplement et globalement désignées comme étant celles qui ont leur siège à Paris. Mais ces changements de pure forme restèrent imperceptibles car l'organisation qui avait d'emblée trouvé son style et son rythme resta la même. Après quelques oscillations, la date fut fixée au premier « week-end » de mars.

Cependant l'augmentation constante du nombre de participants contraignit les organisateurs à rechercher un autre lieu de réunion. Pour le 5e colloque en 1975 deux formules nouvelles furent essayées : le samedi 8 mars deux sessions se tinrent simultanément dans deux amphithéâtres de la Faculté des Sciences, place Jussieu, le dimanche 9 mars une session plénière se réunit au grand amphithéâtre du Muséum. C'est cette dernière solution qui recueillit l'approbation générale et qui fut adoptée pour les années suivantes.

Sept colloques « nationaux » ou « francophones » eurent ainsi lieu de 1971 à 1977. Au printemps de 1978 il ne fut malheureusement pas possible de tenir le suivant à Paris. Des infiltrations d'eau dans la toiture du grand amphithéâtre du Muséum avaient rendu précaire et dangereuse son installation électrique : pour des raisons de sécurité, l'architecte y interdit l'affluence de plusieurs centaines de personnes. L. YEATMAN et P. NICOLAU-GUILLAUMET cherchèrent en vain une solution de rechange. Il existe à Paris beaucoup de salles susceptibles d'accueillir 1 000 personnes, mais le prix de leur location pendant deux journées aurait rendu très onéreuse l'inscription au colloque, au contraire du but souhaité : une réunion accessible à toutes les bourses.

L'absence de colloque au printemps de 1978 fut pour notre ami L. YEATMAN, qu'une implacable maladie devait emporter en mai, une très profonde déception. C'est pourquoi, lui ayant succédé à la présidence de la S.O.F., j'ai eu à cœur de remettre sur ses rails la série des colloques dès que la réfection des installations du grand amphithéâtre du Muséum le rendit possible. Le 8e colloque francophone d'ornithologie eut lieu au Muséum national d'histoire naturelle les samedi 1er et dimanche 2 mars 1980. Il rassembla 780 participants.

Avant de donner la liste des communications qui y furent présentées, il convient d'exprimer notre vive reconnaissance au Groupe Ornithologique Nord qui se proposa pour tenir le flambeau que les Parisiens avaient été contraints d'abandonner et qui organisa avec succès à Lille à l'automne de 1978 un colloque francophone pour remplacer celui qui n'avait pu avoir lieu au printemps.

Je tiens enfin à rendre un hommage particulièrement chaleureux à Pierre NICOLAU-GUILLAUMET qui assuma l'organisation du 8e colloque comme il avait assumé celle des précédents. Le titre de secrétaire général des colloques francophones n'existe pas, mais la pratique de la fonction et ses contraintes existent. Avec le concours de Mme NICOLAU-GUILLAUMET, P.N.-G. y fait face avec une compétence sans défaut et un dévouement inlassable. Il est le principal artisan de la réussite des colloques.

Le compte rendu du 8e colloque ne saurait être exempt d'une note mélancolique. Le premier avait été présidé conjointement par L. YEATMAN

et H. HEIM DE BALSAC. L'un et l'autre participaient encore au septième, mais ils ont tous deux disparu depuis lors et le huitième s'est ouvert sur une évocation attristée de leurs personnalités et de leurs œuvres respectives par le Professeur Jean DORST.

Comme d'habitude, des stands avaient été installés par diverses associations régionales et par des associations de protection de la nature dans le couloir circulaire qui sert de salle des pas perdus autour du grand amphithéâtre. Une innovation cette année : des panneaux avaient été installés pour y exposer les œuvres d'artistes spécialisés en ornithologie et nous espérons que cette expérience qui s'est avérée très attrayante sera développée.

COMMUNICATIONS

J. SALVAN : Evolution d'une avifaune méridionale depuis 1782.
J. TAHON : Capture au dortoir et baguages massifs d'Etourneaux sansonnets.
G. JARRY : Origine et voies de migrations des Sarcelles d'été marquées au Sénégal et au Mali.
J. TANGUY LE GAC et J.F. TERRASSE : La migration dans un col du Pays Basque : Orgambideska.
A. FLEURY : Hivernage des Foulques sur la Réserve du Teich.
R. MAHÉO : Les stationnements hivernaux de Limicoles en Europe occidentale.
L. DUHAUTOIS : Expansion du Goéland argenté en Ile-de-France.
M. CUISIN : L'Atlas des oiseaux en hiver.
C. HENRY : Aspects écologiques du nourrissage chez le Bruant des roseaux.
R. MONNERET : Le comportement d'aide chez le Faucon pèlerin.
L. MARION : Utilisation du milieu par les colonies de Hérons cendrés.
P. GIRAUDOUX : Comportement alimentaire inhabituel chez le Percnoptère d'Egypte.
J.Y. MONNAT : Le Cormoran huppé en France occidentale.
F. BOUVET et J.C. THIBAULT : Démographie du Balbuzard pêcheur en Corse.
A. SCHIERER et A. GOULLIART : Le programme « Cigogne blanche ».
P. ADRET : Signaux sonores chez l'Avocette au cours de la phase périnatale.
D. HEMMERDINGER : Chants et cris d'oiseaux. Leur place dans les religions, la musique et la poésie de la Grèce antique.
B. FROCHOT et J. ROCHE : Recherches quantitatives sur l'avifaune aquatique de Bourgogne.
J.D. LEBRETON et Ph. LANDRY : Reproduction et mouvements des colonies de Mouettes rieuses en Forez.
Y. LE MAHO : Le coût énergétique de la locomotion chez les oiseaux : le vol, la marche et la nage.

PROJECTIONS

Ph. FORNAIRON : Mission « Sarcelles » au Mali (*Diaporama*).
P. SOTO : Goélands d'Essaouira (Maroc) (*Diaporama*).
J.F. et M. TERRASSE : Peninsula Valdès (Patagonie) (*Film*).
J. MAC GAHAN : El Condor (*Film*).

C. JOUANIN.

Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

BIBLIOGRAPHIE

Bezzel (E.)

Wildenten

(2e édition remaniée. BLV Verlagsgesellschaft, Münich, Berne, Vienne, 1979. 156 pp., 34 photos noir et blanc, 12 dessins, 11 tableaux. Relié. — Prix : non indiqué).

Ce petit livre essentiellement pratique est destiné aux chasseurs (et aux ornithologistes). Il paraît dans une série intitulée « Biologie du gibier ». Il traite des canards sauvages d'Europe centrale et, contrairement à ce que pourrait croire celui qui ne connaît pas l'auteur, il ne s'agit pas d'un vague resumé de la vie de ces Anatidés assorti de recettes de chasse, mais d'une description condensée de leur biologie, rédigée par un ornithologiste expert de la question Malgré un espace limité, le résultat est on ne peut plus satisfaisant L'ouvrage comprend 8 chapitres : présentation générale (pp. 9 13). Les canards, oiseaux gibiers (pp. 14-15). Les canards d'Europe centrale (pp. 16-45 : 20 espèces décrites. Effectifs en Europe centrale). La vie des canards au cours de l'année (reproduction, mue, migration de mue. pp. 46-66). Habitat (pp. 67-80. Site de nidification, gagnages, lieux de repos, relations avec les autres oiseaux aquatiques, densité). Alimentation (pp. 83 89 Indications pour 4 espèces. Modes de nutrition). Accroissement et mortalité (pp. 90-120. Succès de la reproduction, mortalité des jeunes et des adultes, causes de mortalité, pression de chasse, saturnisme). Migrations (pp. 121 129). Protection et exploitation (chasse, nourrissage, nichoirs, aménagements. pp. 130-148). Bibliographie sélectionnée (pp. 150-154) et index.

En conclusion, ce livre donne une vue d'ensemble sur plus de la moitié des Anatidés européens et, pour le non spécialiste qui désire des informations pratiques et précises, il constitue une excellente introduction.

M. Cuisin.

Bruce Wilmore (Sylvia)

Crows, Jays, Ravens and their relatives

(Douglas David and Charles Ltd, 1875 Welch Street, North Vancouver, 1977, 208 pp. — Prix : £ 6,95).

Un an après la sortie du livre important de Derek Goodwin « *Crows of the world* », voilà qu'est apparu un autre ouvrage traitant du même sujet. Il est fort à penser que les deux auteurs ignoraient réciproquement la mise en œuvre de leurs recherches, comme semble d'ailleurs le prouver le manque de référence au premier ouvrage dans la bibliographie du second. Quoi qu'il en soit, ces deux livres demeurent pour une large part complémentaires.

Après un chapitre consacré aux généralités sur les *Corvidae*, Sylvia BRUCE WILMORE passe successivement en revue chacune des sous-familles : geais, pies, corvidés insolites, casse noix, craves et chocards, corbeaux proprement dits, grands corbeaux, choucas, freux. Bien entendu elle traite non seulement de leur nourriture, de leur parade, de la façon dont ils construisent leurs nids et élèvent leurs jeunes, mais aussi de leur habitat, de leur répartition géographique, de leur migration et de leur comportement.

Une des caractéristiques les plus remarquables de ce livre est l'abondance des cartes : on n'en compte pas moins de 26, presque toutes destinées à bien localiser l'espèce et la ou les sous espèces de tel ou tel oiseau. Signalons toutefois que p. 104, dans la carte consacrée à la répartition mondiale du crave (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) la présence de cet oiseau en Bretagne a été oubliée.

D'excellents et nombreux croquis, de bonnes photographies en noir et blanc ajoutent encore à la compréhension du texte, par ailleurs très clair. On peut seulement regretter qu'au debut de chaque chapitre un tableau synoptique, voire même une clé n'ait pas donné d'entrée une vue d'ensemble des oiseaux évoqués.

Il reste que l'on a sous une forme relativement condensés un beau travail sur les Corvidés, famille d'oiseaux reconnue pour être particulièrement bien douée.

L'index a cette heureuse originalité de comprendre par ordre alphabétique non seulement les noms des oiseaux, mais aussi les mots typiques se rapportant à leur morphologie ou à leur comportement.

Marc THIBOUT.

BRUUN (B.), SINGER (A.) et KÖNIG (C.)

Der Kosmos-Vogelführer

(Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 1979. 4e édition, 320 pp., 1 845 illustrations en couleurs, 465 cartes en couleurs et 110 dessins au trait Broché. — Prix : non mentionné).

Cette quatrième édition allemande du guide publié en 1970 dans sa version anglaise originale (8e édition remaniée en 1978) traite de toutes les espèces visibles en Europe. C'est donc le concurrent direct du PETERSON, du HEINZEL, du MAKATSCH et du CERNY. Par rapport à la première édition anglaise, il bénéficie des améliorations suivantes, qui en renforcent la valeur. L'editeur n'a pas hésité à ajouter des dessins au trait d'excellente facture placés entre les cartes et destinés à montrer des détails de structure utiles pour l'identification. Les cartes ont été modifiées et imprimées en 4 couleurs (au lieu de 3), ce qui les rend plus claires. L'adaptateur, C. KÖNIG, a ajouté sous certaines cartes de brèves annotations pour préciser les changements intervenus dans nos connaissances sur la répartition. Ainsi, p. 172, au sujet de la Chouette de Tengmalm, il indique sa présence dans les Vosges. Le nombre des espèces décrites a été augmenté et on a ajouté deux planches en couleurs pour les accidentels en provenance d'Amérique du Nord. Sur le plan iconographique, il est certain que ce livre est beaucoup plus vivant que le PETERSON et a l'avantage de présenter *toutes* les espèces en couleurs. Le paysage est parfois suggéré, il y a de petits dessins illustrant des comportements typiques et comme le fond est blanc, tout ceci ressort fort bien. La seule supériorité du PETERSON réside dans son texte très détaillé. On peut, bien entendu, trouver çà et là des teintes exagérées, de petites inexactitudes dans la silhouette, mais je ne connais aucun livre parfait sur ce plan, d'autant plus qu'il y a des variations d'un tirage à l'autre. En résumé, un guide attrayant et sérieusement complété.

M. CUISIN.

Coombs (Franklin)

The Crows — A study of the Corvids of Europe

(B. T. Batsford Ltd, 4 Fitzhardinge Street, London WIH oAH, 1978, 208 pp. Prix : £ 9,95).

En même temps qu'était publié au Canada un livre sur les Corvides du monde entier (voir compte rendu ci-dessus), paraissait à Londres un autre livre, de portée plus restreinte, sur les Corvidés d'Europe. Si les sujets se recouvrent pour une part, le cadre limité donné au second ouvrage a entraîné son auteur vers une conception très différente du premier.

Franklin Coombs ne s'occupant que des Corvidés d'Europe (onze oiseaux en tout parmi lesquels le Mésangeai que l'on rencontre seulement en Scandinavie et en Russie et la Pie bleue dont l'habitat européen se limite à la péninsule ibérique), a naturellement fait une part très mince à la systématique, réservant à l'éthologie l'essentiel de son travail : il s'est attaché surtout à décrire les mœurs et le comportement des oiseaux étudiés.

Après avoir dans les deux premiers chapitres rappelé d'une part le rapport entre les corbeaux et l'homme, rapports pas toujours pacifiques du fait de l'homme, et d'autre part les liens de parenté qui existent entre les différents Corvidés, il consacre à chacun d'entre eux une étude très poussée : noms européens, noms vernaculaires anglais donnés à l'oiseau, description, distribution géographique généralement accompagnée d'une carte, voix et ses différentes intonations, comportement social, copulation, attitudes diverses, signes de colère, de défense, de crainte, de demande, d'intimidation, etc., tout cela accompagné de merveilleux dessins à la plume qui illustrent le texte au fur et à mesure de son développement. On est vraiment là au cœur du sujet.

Puis l'auteur traite du territoire, du couple, du nid, des œufs, de l'incubation et de l'élevage des jeunes, de la mue, des rassemblements et des dortoirs, de la nourriture, des prédateurs, des parasites, des maladies, de la mort. Cette énumération donne une idée de la façon scrupuleuse et complète dont la question a été envisagée.

Aux onze oiseaux ainsi étudiés, Franklin Coombs en a ajouté un douzième qui n'appartient nullement à la famille des corvidés : il s'agit du Coucou-geai (*Clamator glandarius*) qui ne figure là que parce que, dans son habitat d'Europe méridionale, il dépose ses œufs dans les nids de plusieurs espèces de Corvidés et très particulièrement ceux de la Pie.

Le dernier chapitre est curieusement consacré aux observations faites par Lewis Harding, il y a maintenant cent ans, à Trewlawne en Cornouaille sur le Corbeau freux, là précisément où Franklin Coombs est venu à son tour l'étudier.

Le livre se termine sur deux appendices, l'un donnant, puisés à différentes sources, les mensurations et le poids comparé des divers Corvidés, l'autre les mensurations respectives des mâles de *Corvus corone* et *Corvus frugilegus* pour une longueur similaire. De nombreuses photographies hors-texte et cinq planches en couleurs, si l'on compte celle de la jaquette, réalisées par l'auteur lui-même et dignes des meilleurs artistes animaliers, ajoutent encore à l'intérêt, à la présentation et à la qualité du livre.

Marc Thibout.

Glutz von Blotzheim (U.N.), Bauer (K.M.) et Bezzel (E.)

Handbuch der Vögel Mitteleuropas
Band 6. Charadriiformes (1e et 2e parties)

(Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 1975 et 1977 : 1e partie : 840 pp., 7 planches en couleurs, 107 dessins au trait et cartes, 46 tableaux, 2e partie : 896 pp., 3 planches en couleurs, 138 dessins au trait et cartes, 61 tableaux. — Prix (en 1975 et 1977) : 300 et 347 francs respectivement).

Notre Société a reçu les deux derniers volumes de cette série, consacrés aux Limicoles d'Europe centrale. Dans la première partie sont décrites 32 espèces

(quelques-unes assez brièvement puisqu'il s'agit d'oiseaux exotiques tels *Charadrius vociferus*, *Chettusia leucura*, etc.) appartenant aux familles suivantes : Haematopodidés, Charadriidés, Scolopacidés. Certaines sont traitées avec un maximum de détails (par exemple, l'Huîtrier-pie : pp. 26-91 ; le Vanneau huppé : pp. 405-471 ; le Chevalier combattant : pp. 771-832). La deuxième partie présente 36 espèces (fin des Scolopacidés, Récurvirostridés, Burhinidés, Glaréolidés et Ptéroclididés).

Par rapport au premier volume qui avait été analysé dans cette rubrique (voir *L'Oiseau et R.F.O.* 36, 1966, p. 285), ceux-ci (comme ceux consacrés aux Rapaces diurnes et aux Gruiformes, ainsi qu'aux Ansériformes) offrent une illustration beaucoup plus riche, notamment en ce qui concerne les comportements et des détails morphologiques. Les planches en couleurs de la 1re partie représentent : différents plumages des *Charadrius hiaticula*, *alexandrinus* et *dubius* ; *Charadrius asiaticus* et *mongolus* ; les poussins des *Charadrius* de la pl. 1 et d'*Eudromias morinellus*, *Pluvialis apricaria* et *Calidris alpina* ; *Calidris minuta*, *C. pusilla* et *C. bairdii* ; les plumes de l'épaule et du coude de *Calidris minuta*, *C. temminckii*, *C. alpina* et *C. ferruginea* ; *Calidris acuminata*, *C. melanotos*, *Limicola falcinellus*. Celles de la seconde illustrent les poussins de *Philomachus pugnax*, *Gallinago gallinago*, *Limosa limosa*, *Scolopax rusticola*, *Tringa totanus* et *Actitis hypoleucos* ; les plumes de l'épaule, du coude et de la queue de *Tringa totanus*, *T. glareola* et *T. nebularia* ; les trois phalaropes. De nombreuses cartes montrent les déplacements des différentes espèces et donnent des exemples de reprises.

Je ferai seulement deux critiques : l'une concerne les dessins de plumes où l'échelle n'est pas toujours indiquée (ex. pp. 555, 583, 584 de la première partie). Il serait souhaitable de préciser « grandeur nature » quand c'est le cas. Je regrette également (depuis le début de la parution de cette série) que pour les sous-titres on n'ait pas choisi des caractères qui ressortent mieux du texte, notamment quand ces sous-titres ne se trouvent pas au début d'une ligne (c'est le cas dans les chapitres consacrés à la reproduction où ils sont complètement noyés... ce qui rend la recherche d'un détail plutôt pénible).

Les remarques préliminaires de la première partie me paraissent importantes. Les auteurs signalent entre autres que les mensurations de longueur d'aile sont trop souvent inexploitables car la méthode utilisée n'est pas précisée ou a été employée de façon incorrecte. Ils ajoutent que dans un certain nombre de cas il faudrait limiter les captures de Limicoles à des « fins scientifiques » car les dérangements infligés aux oiseaux ne se justifient pas. Je pense que cet avertissement est parfaitement judicieux et qu'en ornithologie, comme dans d'autres sciences de la nature, la fin ne saurait justifier les moyens car on risque d'aboutir tôt ou tard à des absurdités et, ce qui est plus grave, à des menaces pour certaines espèces.

Le but d'un ouvrage comme celui-ci est de fournir un tableau aussi complet que possible des connaissances sur la biologie des oiseaux et en particulier de montrer la gamme de variations qui existent. Toutefois, la limite est vite atteinte pour de nombreuses espèces et il semble que le *Handbuch* en soit arrivé à ce stade ; autrement dit, si ses auteurs en augmentaient le nombre de pages ils finiraient par le rendre illisible. De plus, ces ajouts n'auraient qu'une valeur temporaire puisque de nouveaux travaux paraissent continuellement. Il est donc vain de vouloir tout consigner et il faut se résigner à ne donner qu'une idée partielle de la vie. Ce problème est celui de tous les auteurs de manuels détaillés, obligés de trancher s'ils veulent éviter l'écueil du compendium fastidieux et perpétuellement périmé.

L'œuvre entreprise par U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM est gigantesque et grâce à lui nous disposons d'une somme de renseignements inégalée sur l'avifaune européenne. Comme il est en dernier ressort seul responsable de la rédaction finale, on ne peut qu'admirer sa performance. Je pense qu'il illustre magnifiquement cette maxime allemande (qu'il a sans doute adoptée implicitement) : *Anfangen ist leicht, beharren ist Kunst* (ce qui se traduit librement : il est facile d'entreprendre mais c'est un art de persévérer).

M. CUISIN.

HARDY (Eric)

A guide to the birds of Scotland

(Constable and Company Ltd, 10 Orange Street, London WC 2H 7EG, 1978, 312 pp. — Prix : £ 3,95).

A la seule lecture du titre, on pourrait croire qu'un tel ouvrage — surtout depuis le *Regional Guide to the birds of Scotland* de Kenneth RICHMOND, paru en 1968 — n'apporte pas grande nouveauté sur un sujet déjà très rebattu, et cependant il n'en est rien : la façon dont est conçu le livre est la preuve du contraire.

Après une brève introduction sur l'Ecosse et sur l'histoire de l'ornithologie écossaise, l'auteur a divisé son travail en autant de chapitres (12) qu'il a dénombré de régions. En tête de chaque chapitre, à quelques exceptions près, figure une carte de la région envisagée où sont portés les réserves, les colonies d'oiseaux, les points d'observation des migrateurs, les lieux de rassemblement des échassiers. C'est ensuite un aperçu d'ensemble sur la région, suivi d'une étude poussée des endroits les plus dignes d'intérêt ; ceux-ci sont minutieusement circonscrits en même temps que sont énumérés les oiseaux qui les fréquentent ; après quoi, sous la rubrique « information », Eric HARDY donne le nom et l'adresse de la personne susceptible de fournir des renseignements complémentaires, ceux de la Société locale d'histoire naturelle et la littérature ornithologique concernant la portion de territoire dont il est question. Ajoutons que chaque chapitre se termine — et si c'est pour une part une répétition, elle n'est pas inutile — par la liste des oiseaux que l'on rencontre sur cette portion de territoire avec répartition entre oiseaux nicheurs, migrateurs et visiteurs occasionnels. Tous les chapitres et par conséquent toutes les régions sont traités suivant le même plan.

L'ouvrage prend fin par la liste complète des oiseaux d'Ecosse, avec une discrimination encore plus grande qu'à la fin de chaque chapitre : oiseaux échappés, introduits, migrateurs nicheurs, visiteurs de passage, nicheurs résidents, erratiques, visiteurs d'hiver.

Le texte est parsemé d'excellentes photographies en noir et blanc d'oiseaux dont les espèces sont judicieusement choisies.

Ainsi conçu, ce guide se veut exhaustif et il l'est au sens strict du terme : aucun obstacle ne se présente plus à celui qui veut étudier l'avifaune de l'Ecosse dans ses moindres détails.

Marc THIBOUT.

OGILVIE (M.A.)

The bird-watcher's guide to the wetlands of Britain

(B.T. Batsford Ltd., Londres, 1979. - 192 pp., 6 cartes 20 planches en noir et blanc. Relié sous jaquette illustrée en couleurs. — Prix : £ 5,95).

Guide destiné aux ornithologistes britanniques désirant observer des oiseaux aquatiques. Il décrit les sites les plus intéressants de Grande-Bretagne (estuaires, marais, lacs, réservoirs) et, pour chacun, donne un tableau des effectifs de limicoles et palmipedes recensés. Le texte prend fin par un index des noms de lieux. Dans son introduction, l'auteur mentionne les 49 espèces dont il est question dans les descriptions et indique leurs effectifs moyens au cours des cinq dernières années. Les cartes précisent l'emplacement des zones humides regroupées par comté, soit au total 253.

M. CUISIN.

OLROG (Claes C.)

Nueva lista de la avifauna Argentina

(Opera Lilloana XXVII. Fundation Miguel Lillo. 251-4 000 Tucuman Argentine. 1979. 324 pp.).

Dès 1959 notre ami OLROG avait fait paraître un petit guide « *Las Aves Argentinas* » qu'il n'avait pas hésité à illustrer lui-même faute de disposer d'un artiste naturaliste professionnel. Les planches, quoique trahissant l'amateur, étaient suffisamment suggestives puisqu'au dire de certains ornithologues européens qui eurent à les utiliser sur le terrain : « Elles leur avaient été d'un utile secours ». Ce jugement confirmait du même coup combien l'auteur savait discerner avec acuité les caractères distinctifs à rechercher *in situ* pour une bonne détermination à vue, ce qui n'avait jamais été tenté jusqu'à lui pour l'avifaune argentine.

Au cours des vingt années qui suivirent, OLROG continua études et recherches du fond de son Tucuman natal sur la faune argentine. Ceci lui permet de nous présenter cette fois une liste critique et complete des quelque 960 espèces d'oiseaux de ce pays (et de leurs sous-espèces actuellement admises) sous leurs denominations scientifiques (conformes à la taxinomie moderne). L'auteur caractérise en quelques lignes la distribution géographique et l'habitat de chaque forme, il y ajoute les noms vernaculaires usuels et précise l'appellation scientifique originale.

Cette fois encore l'auteur a souffert des moyens financiers qui lui étaient alloues. C'est un travail dactylographié publié en offset et broché sous couverture en papier fort mais pourtant bien fragile pour une publication destinée à être constamment manipulée par tous ceux qui s'interessent à cette immense région qui demeure encore la moins prospectée des Amériques.

R.D. ETCHÉCOPAR

SCHIFFERLI (A.), GÉROUDET (P.), WINKLER (R.), JACQUAT (B.), PRAZ (J.-C.) et SCHIFFERLI (L.)

Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse

(Station Ornithologique Suisse de Sempach, 1980. — 462 pp., nombreuses vignettes dues à R. HAINARD, cartes. Relié. — Prix : non indiqué).

Cet atlas dont le texte bilingue (allemand et français) est présenté sur deux colonnes parallèles, résulte des études entreprises sur le terrain de 1972 à 1976 par 271 observateurs. Les notices ont été redigées par 65 auteurs qui ont signé leurs articles. L'échelle adoptée est celle de carrés de 10 kilomètres de côté. Entre 1972 et 1976, 188 especes ont niché et leur répartition figure sur des cartes, sauf pour le Faucon pèlerin et le Hibou grand-duc. Les références signalees dans le texte par de petits numéros bien lisibles sont groupées en fin de volume. C'est la Station de Sempach qui a organisé l'enquête et qui a préparé les cartes. L'introduction (pp. 9-48) décrit de façon très claire les méthodes employées, traite de la répartition en altitude, de l'Atlas du canton de Geneve et de la distribution des oiseaux comparée à celle des associations végétales. Vient ensuite la description des especes nicheuses (pp. 50-429) et de trois espèces non nicheuses (donc sans cartes). Outre la bibliographie, des index en allemand français, italien et anglais ainsi que celui des noms scientifiques achèvent cet ouvrage. Deux pages se faisant face sont consacrées à chaque espece. Sur celle de gauche on trouve une vignette, les noms en différentes langues et le texte. Celle de droite est occupée par la carte et la fin de la

notice. Celle-ci décrit la distribution, l'habitat, l'évolution de l'espèce, donne des exemples de densité et traite de la présence en hiver. Sous la carte on a indiqué le nombre de carrés (sur un total de 468) dans lesquels l'espèce niche certainement, de façon probable ou possible, avec le pourcentage qu'ils représentent. La présentation mérite les plus grands éloges pour sa clarté.

M. Cuisin.

Slater (P. et P.)

The observer's book of birds of Australia

(Methuen, Sydney, & F Warne, Londres-New York, 1979. xx + 202 pp., 8 cartes, 140 planches en couleurs, 10 planches en noir et blanc, 5 dessins au trait. — Prix : £ 1,95).

La collection des « Livres de l'observateur » publiée par Warne comprend de nombreux titres consacrés à la nature. Il s'agit de livres de poche (format : 14,5 × 9 cm) dont la présentation et le contenu sont de grande qualité, d'autant plus que tous sont reliés. Deux ont été publiés en Australie, l'un sur les reptiles et celui ci sur les oiseaux. L'un des auteurs est bien connu pour son guide des oiseaux australiens (2 volumes publiés l'un en 1971 chez Oliver & Boyd et l'autre en 1975 chez Livingston) Dans ce petit livre, 150 espèces représentant toutes les familles aviennes présentes en Australie sont brièvement décrites. Au dessous de la photographie, le texte donne des renseignements sur l'oiseau, son régime, son habitat et sa nidification. Les noms vernaculaire et scientifique sont cités ainsi que celui de la famille. Chaque espèce est décrite en une ou deux pages L'introduction donne des conseils aux débutants. Un index achève cet ouvrage auquel on peut seulement reprocher de ne donner aucune précision sur les dimensions des oiseaux représentés.

M. Cuisin.

Soothill (E.) et Blossom (J.)

Wildfowl of the world

(Blandford Press, Poole (Dorset), Grande Bretagne, 1978. viii + 298 pp., 128 planches en couleurs, dessins cartes, Relié sous jaquette illustrée en couleurs. — Prix : £ 7.50).

Ce livre présente la famille des Anatidés dans son ensemble mais en réalité décrit seulement 128 espèces de façon détaillée sur un total de 145 environ Une courte introduction (pp. 1 5) énumère les sous familles et les caractères des principaux groupes. Les pages 6 à 24 sont occupées par une liste des zones humides (du monde entier) importantes pour les Anatidés (pour la France seuls le golfe du Morbihan, la baie de l'Aiguillon et le Marais poitevin sont cités). A la partie consacrée aux espèces (pp 25 281) succèdent deux listes, l'une des réserves et refuges d'Anatidés en Grande Bretagne (pp. 283-284), l'autre des principales collections d'oiseaux captifs dans le monde (pp. 285-291). La bibliographie (pp. 292-293) et deux index achèvent ce livre excellemment présenté

Chaque espèce est décrite sur deux pages A gauche, le texte comporte les rubriques suivantes : noms anglais et scientifique, description générale du plumage, longueur totale ; comportement et aspect ; habitat : distribution ; nourriture ; voix ; reproduction. Une carte montre la répartition mondiale. La page de droite est occupée par une photo en couleurs et, le cas échéant, la fin du texte.

Dans le texte de présentation de la jaquette, l'éditeur dit que « selon toute probabilité ce livre pourrait devenir un *standard book* », c'est à dire un modèle. Il me semble que cette prétention est exagérée et ceci pour les raisons suivantes.

La première est que les auteurs ont raté l'occasion de faire un ouvrage réellement complet sur les Anatidés. Ils sont absolument muets sur le but qu'ils se sont fixés et on ignore pourquoi seulement 128 espèces sont illustrées (sans doute parce qu'il n'y avait pas de photos, mais il aurait fallu le préciser). Les espèces non représentées par des photos auraient pu l'être par des planches dues à un artiste.

En second lieu, le texte aurait pu être plus précis et ceci dès l'introduction. Il n'y a nulle part indication du nombre total d'espèces dans la famille des Anatidés. On ignore le nombre d'espèces de cygnes, des différents groupes d'oies et de canards sauf pour quelques genres (*Chloephaga*, *Oxyura* et *Tachyeres*). En ce qui concerne la description des espèces il y a souvent beaucoup de place perdue (par exemple pour le Chipeau p. 151, la Sarcelle d'hiver p. 155, la Nette rousse p. 207) et il me semble que dans ces cas-là on aurait pu ajouter une photo de la femelle (par exemple pour la Sarcelle d'été, le Pilet, etc.) ou allonger le texte.

Certaines photos ne sont pas du tout « extraordinaires » comme l'affirme l'éditeur et c'est le cas pour celles du Canard siffleur (p. 159), de la Bernache à cou roux, d'*Aythya valisineria* (p. 213), du Harle huppé (p. 271). Quand ils sont connus, les effectifs auraient pu être mentionnés de façon systématique (par exemple il n'y a rien sur ceux de *Branta bernicla*...). Enfin, on aurait pu fournir des informations sur le poids des oiseaux. Quant à la bibliographie, elle ignore les travaux qui n'ont pas été publiés en anglais, notamment la synthèse du Handbuch de GLUTZ VON BLOTZHEIM...

M. CUISIN.

THOMSEN (Peter) et JACOBSEN (Peder)

The Birds of Tunisia

(Nature Travels Peder Jacobsen : Julius Blomsgade. 4, DK 2800 Copenhague N, 1979. — 176 pp.).

Les travaux sur les oiseaux de Tunisie ont été si nombreux et si importants depuis un demi siècle qu'à la vue de ce titre on peut craindre le « déjà vu », mais on sait l'attrait que la Méditerranée a toujours exercé sur les Scandinaves (et d'autres !). Cette fois, cet attrait a fort heureusement inspiré les auteurs. Ils ont su trouver une formule originale pour inciter puis conduire l'ornithologue à travers ce pays si hospitalier qui, malgré ses dimensions limitées, est si riche en oiseaux parce qu'à cheval sur deux subzones biogéographiques : méditerranéenne d'une part, désertique d'autre part avec, en plus, l'immense apport des migrations nord-sud favorisé par cette pointe du Cap Bon à l'extrême nord est, qui semble jouer un rôle « conducteur » pour les mouvements de certaines espèces.

Le pays lui-même, fait l'objet d'une longue introduction dans laquelle les auteurs énumèrent et caractérisent les régions les plus recommandables pour l'amateur d'avifaune sauvage. Cette introduction est suivie d'une liste des oiseaux « visibles » dont la distribution est précisée par des cartes bien faites où la zone de reproduction (pour les espèces à distribution générale ou diffuse) est indiquée en grisé mais sur lesquelles la présence des autres est figurée par des points de grandeur différente suivant l'importance des observations qui la concernent.

Des silhouettes légères, mais habilement esquissées par Thomas RONNERTZ, facilitent quelques identifications ; celles-ci n'étant jamais traitées dans le texte, les auteurs considèrent ce chapitre comme un problème résolu par tous les ouvrages qui ont précédé.

C'est un guide de terrain, qui aurait mérité un format plus facile à mettre en poche, plus semblable aux dimensions de nos jours universellement admises.

R.-D. ETCHÉCOPAR.

VAUGHAN (R.)

Arctic summer

(A. Nelson, Shrewsbury, Grande-Bretagne, 1979. — 152 pp., 2 cartes, nombreuses planches en noir et blanc et 7 en couleurs. Relié sous jaquette illustrée en couleurs. — Prix : £ 6.25).

Sans prétention, ce livre est le récit détaillé d'un séjour de cinq semaines (été 1972) dans la presqu'île de Varanger située au nord de la Norvège. Le texte, divisé en onze chapitres, traite des différentes étapes du voyage ou de plusieurs groupes d'oiseaux (eider et autres canards ; Laridés ; oiseaux des marais ; phalaropes et bécasseaux ; oiseaux des forêts de bouleaux et de saules). Une liste systématique des oiseaux présents dans la région et une bibliographie locale achèvent cet ouvrage de lecture facile. Les photos, dues à l'auteur, représentent paysages et oiseaux.

M. CUISIN.

TABLE DES MATIERES

Volume 50. — Année 1980

TABLE ALPHABETIQUE DES AUTEURS

DONT LES ARTICLES, LES NOTES (*) ET LES RÉSUMÉS (**) SONT PUBLIÉS DANS CE VOLUME

TABLE ALPHABETIQUE DES SUJETS

TABLE DES ILLUSTRATIONS

BIBLIOGRAPHIE

OUVRAGES :

DIVERS :



Pierre ANDRE Impressions, 3, rue Leverrier, 75006 PARIS

Société Ornithologique de France

Fondée le 9 août 1921, reconnue d'utilité publique le 23 mai 1929

SIÈGE SOCIAL, SECRÉTARIAT ET BIBLIOTHÈQUE :
55, rue de Buffon, 75005 Paris
Tél. : 707-30-45

La Société a pour but la diffusion des études ornithologiques pour tout ce qui concerne l'Oiseau en dehors de l'état de domesticité. Ses travaux sont publiés dans :

L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie.

La cotisation annuelle, due à partir du 1er janvier de l'année en cours, est de 130 F pour la France et l'Etranger, à verser au Compte Chèques Postaux de la Société, Paris 544-78 W. Par faveur spéciale, et sur justification, la cotisation sera diminuée de 20 F pour les étudiants français ou étrangers de moins de 25 ans.

Tous les membres de la Société reçoivent gratuitement la Revue.

Liste des donateurs 1979

Dons en espèces : MM. ELIOPOULO, DEVIRAS, GUICHARD, PARANIER, CHRISTY, DARMANGEAT, RIOLS, MÉNATORY.

Cette liste ne comprend pas les noms d'un certain nombre de donateurs qui ont désiré rester anonymes, ceux des organismes qui nous ont subventionnés, ainsi que ceux des sociétés qui nous ont fait bénéficier de la loi sur les dons faits au profit d'associations reconnues d'utilité publique.

SOMMAIRE

Le Directeur de la publication : C. ERARD
9709 - Imprimerie Lussaud, 85200 Fontenay-le-Comte
Dépôt légal 1er trim. 1981, n° 1735 — N° Commission paritaire : 24082